ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 77

10

ОКТЯБРЬ

„НАУКА"
С.-ПЕТЕРБУРГСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1992

УДК 581.331.2 : 582.992
© 1992

К. К. Шрестха, В. Ф. Тарасевич

СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПЫЛЬЦЫ РОДА *CYANANTHUS* В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ И ПОЛОЖЕНИЕМ ЕГО В СЕМЕЙСТВЕ *CAMPANULACEAE*

K. K. SHRESTHA, V. F. TARASEVICH. COMPARATIVE POLLEN MORPHOLOGY OF GENUS *CYANANTHUS* IN RELATION TO ITS SYSTEMATICS AND ITS POSITION WITHIN THE FAMILY *CAMPANULACEAE*

Изучена морфология пыльцевых зерен 23 видов рода *Cyananthus,* а также некоторых представителей близких родов *Codonopsis, Leptocodon, Ostrowskia, Platycodon* с помощью светового (СМ), электронных сканирующего (СЭМ) и трансмиссионного (ТЭМ) микроскопов и приведены их характеристики.

Род *Cyananthus* характеризуется (6)7—9(10—12)-бороздными пыльцевыми зернами, сплющенно-шаровидными, шаровидными и эллипсоидальными, с длинными бороздами и характерными полярными утолщениями. Ультраструктура поверхности экзины представлена сочетанием мелких шипиков и перфораций. Экзина тектатно-колумеллятная; эктэкзина 3-слойная, состоит из слабо расчлененного тектума, мощных колумелл весьма своеобразной формы, отчетливого подстилающего слоя. В роде *Cyananthus* установлены 2 палиногруппы с 4 типами и 6 подтипами.

Особенности морфологии пыльцы *Cyananthus* свидетельствуют о том, что этот род является наиболее примитивным в сем. *Campanulaceae,* что подтверждает мнение систематиков о выделении его в самостоятельную трибу. Наиболее близкое родство прослеживается с *Leptocodon.* Род *Codonopsis* является более продвинутым по сравнению с *Cyananthus* и *Leptocodon.* Изолированное положение среди этих родов занимает *Ostrowskia.*

Род *Cyananthus* Wall. ex Benth. включает в себя 25 видов, представленных в основном многолетними и реже однолетними травами. Они произрастают в горных районах юго-западного Китая и Гималайском регионе на высоте 2500 м над ур. м. и выше. Основной особенностью рода *Cyananthus,* отличающей его от других родов сем. *Campanulaceae* и всего порядка *Campanulales,* является наличие верхней завязи, не известной у других родов. Благодаря уникальному характеру завязи не сразу было определено место рода среди цветковых растений. Вначале G. Bentham (1835) рассматривал его в составе сем. *Polemoniaceae,* позже M. Edgeworth (1846) поместил его в сем. *Campanulaceae.* Последняя точка зрения была принята систематиками, включая G. Bentham, J. Hooker (1876) и S. Schonland (1889), а в настоящее время ее поддерживают A. Cronquist (1981) и А. Л. Тахтаджян (1987).

Обзор работ, посвященных вопросам систематики и филогении сем. *Campanulaceae* и отдельных его родов, свидетельствует о том, что среди таксономистов нет единогласия относительно статуса рода *Cyananthus* внутри семейства. Так, Bentham и Hooker (1876) включали этот род вместе с *Codonopsis, Leptocodon, Wahlenbergia, Platycodon* в одну секцию (трибу), которую Schonland (1889) именовал *Wahlenbergieae.* Y. Lian (1983) выделил род *Cyananthus* в монотипную трибу *Cyanantheae.* Эту точку зрения разделяет и Тахтаджян (1987), считая эту трибу наиболее примитивной в сем. *Campanulaceae.*

Самая первая классификация рода *Cyananthus,* разработанная M. Franchet

(1887), была основана на особенностях строения чашелистиков и лепестков. По его данным, род состоит из 2 секций — *Platylobi* и *Stenolobi*. Ревизию этого рода произвел C. Marquand (1924), не приняв, однако, во внимание разработанную Franchet систему. Lian (1983), так же как Franchet (1887), подразделил род на 2 секции, но в отличие от последнего выделил в составе секции *Stenolobi* 2 подсекции — *Perennes* и *Annui*. Некоторые изменения в результате ревизии рода *Cyananthus* внесли D. Hong и L. Ma (1991), переведя подсекцию *Annui* в ранг секции. Таким образом, согласно последней классификации, *Cyananthus* подразделяется на 3 секции — *Cyananthus (=Platylobi), Stenolobi* и *Annui*. Эта система рода была принята нами за основу при сопоставлении результатов проведенной типификации пыльцевого материала с таксономическим делением рода.

Сведения о морфологии пыльцевых зерен некоторых видов *Cyananthus* имеются в ряде работ. Впервые 2 вида этого рода — *C. hookeri* Clarke и *C. lobatus* Wall. ex Benth. — были кратко описаны G. Erdtman (1952). Описание еще одного вида — *C. formosus* Diels — дано в работе J. Chapman (1966). Большим вкладом в изучение морфологии пыльцевых зерен сем. *Campanulaceae* в связи с вопросами его систематики являются работы Е. М. Аветисян (1967, 1986, 1988), использовавшей для исследования не только световой (СМ), как предыдущие авторы, но и сканирующий электронный (СЭМ) микроскопы. Вначале Аветисян (1967) включила род *Cyananthus* вместе с родами *Codonopsis, Leptocodon* и *Ostrowskia* в тип Codonopsis, а позднее выделила названные 4 рода в самостоятельную палиногруппу (Аветисян, 1988), которая представлена 2 типами — Cyananthus и Ostrowskia. Причем роды *Cyananthus, Leptocodon* и *Ostrowskia* объединены в особый тип — Cyananthus, рассматриваемый как самый примитивный в сем. *Campanulacee* и поэтому помещенный Аветисян (1989) в основание эволюционной схемы, построенной на основе одного из ведущих признаков пыльцевых зерен — апертур (их строения и числа).

Ряд статей, содержащих результаты электронно-микроскопических исследований пыльцевых зерен *Campanulaceae,* где приводятся и микрографии некоторых видов *Cyananthus,* принадлежит A. Dunbar (1975, 1984 и др.). Ею впервые были выполнены ультратонкие срезы для некоторых родов семейства, в том числе и для *Cyananthus*. Эти исследования показали характер стратификации экзины и структуру ее слоев.

Таким образом, краткий обзор литературных данных показывает, что род *Cyananthus* (25 видов) в сем. *Campanulaceae* с палинологической точки зрения исследован слабо. Поэтому целью настоящей работы является изучение морфологии пыльцы 23 видов *Cyananthus,* имеющихся в нашем распоряжении, для сопоставления палинологических данных с макроморфологической характеристикой видов и таксономией рода, а также выяснение его родственных связей.

Материал и методика

Материал для настоящего исследования получен из гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE), British Natural History Museum, London (BM); Royal Botanical Garden, Edinburgh (E), Royal Botanic Garden, Kew (K). Список исследованных видов, а также места сбора и коллекторы приведены в таблице. Для исследования в СМ тычинки извлекали из цветков, ацетолизировали по методу Erdtman (1952), затем пыльцевые зерна заключали в глицерин-желатину. Изучение проводили с использованием СМ МБИ-1; измерения основных параметров пыльцевых зерен выполняли при иммерсии с помощью винтового окуляр-микрометра МОВ-1-15х. Для изучения в СЭМ цветки размачивали в воде, из пыльников извлекали пыльцевые зерна и помещали на столике на двухстороннюю липкую ленту; препарат затем напыляли золотом и исследовали в СЭМ JSM-35c. Описание пыльцевых зерен проводили на основе изучения их в СМ И СЭМ. Для выяснения родственных связей *Cyananthus* с другими родами сем. *Campanulaceae,* близкими по строению апертур и скульптуре экзины, были приготовлены ультратонкие срезы для исследования в трансмиссионном электронном микроскопе (ТЭМ) Tesla BS-500. Подготовку материала вели по стандартной методике, включающей в себя глютаросьмиевую фиксацию с последующей проводкой в серии спиртов и ацетонов и заключением в аралдитовую смолу. Окраску срезов на сеточках, полученных в ультратоме марки Reichert, производили в уранил-ацетате и цитрате свинца.

Результаты исследования

Изучение пыльцевых зерен 23 видов *Cyananthus* позволяет дать подробную характеристику рода в целом. Все виды рода характеризуются одним типом апертур — бороздным. Число борозд колеблется от 7 до 9, редко наблюдается 6. Самым большим числом борозд (10—12) обладает единственный вид — *C. hookeri* (см. таблицу). По форме пыльцевые зерна относятся к шаровидным, сплющенно-шаровидным и эллипсоидальным; в очертании с полюса округлые, с экватора округлые, широкоэллиптические, реже ромбические (*C. lobatus* и *C. delavayi*). Размеры пыльцевых зерен большинства видов в основном средние — 40—46 мкм, хотя иногда могут достигать 50—52 мкм (*C. sherriffii, C. longiflorus*). Самыми мелкими размерами пыльцы, 34—41 мкм, характеризуются однолетние виды (секции *Annui*). Борозды длинные, щелевидные, с довольно отчетливыми краями, суженные к концам; концы обычно закругленные или реже острые, оттянутые. Иногда концы 2 соседних борозд могут соединяться, образуя синкольп (табл. I, *1*). Экзина имеет весьма характерное строение: она неодинакова по толщине в разных частях пыльцевого зерна. Толщина ее на экваторе составляет 2.0—3.0 мкм, а иногда и менее, как, например, у *C. leiocalyx* (1.8 мкм). В полярной области она сильно утолщена по сравнению с областью экваториальной и достигает 3.0—5.0 мкм. Наиболее значительное утолщение на полюсах (5.2 мкм) наблюдается у *C. sherriffii.* При исследовании в СМ в экзине отчетливо различаются тектум, колумеллы и в виде единого слоя — подстилающий слой и эндэкзина. Мезокольпиумы в очертании узкоэллиптические или ромбические. У многолетних видов ширина мезокольпиумов обычно 12—18 мкм, за исключением *C. lobatus,* у которого она может достигать 20 мкм, в то время как у однолетних видов она не превышает 13 мкм. Такая же закономерность наблюдается и в отношении апокольпиумов: у многолетников диаметр их 19—25, а у однолетников — 19—19.5 мкм. Необходимо отметить, что в области апокольпиумов экзина утолщается в 1.5—2 раза, а у некоторых видов наблюдаются возвышения, хорошо заметные при исследовании пыльцевых зерен в СЭМ (табл. I, *1, 4;* II, *3*). Причем у таких видов, как *C. lobatus, C. pilosus* и *C. hookeri,* эти возвышения выглядят как сильные вздутия экзины в районе апокольпиумов. Подобные образования были впервые обнаружены T. Santisuk (1979) у некоторых родов *Ranunculaceae* при исследовании их в СМ и СЭМ и названы «polar cap», а позже наблюдались нами еще у одного рода лютиковых — *Clematis* (Тарасевич, Серов, 1986).

Основные элементы скульптуры поверхности пыльцевых зерен *Cyananthus* трудноразличимы в СМ, только при исследовании их в СЭМ выявляется характер скульптуры, которая приобретает значение таксономического признака. Скульптура представлена сочетанием шипиков и перфораций. Шипики мелкие, конические, с широким основанием, с часто заостренными или притупленными верхушками. Размеры шипиков в пределах видов колеблются. Так, у *C. incanus, C. cordifolius* и *C. delavayi* они чрезвычайно мелкие, а у *C. pedunculatus* и *C. integer* (табл. II, *7*) более крупные, хорошо выраженные.

Признаки пыльцевых зерен видов рода *Cyananthus*, а также *Leptocodon gracilis*, *Codonopsis ovata*, *Ostrowskia magnifica*, *Platycodon grandiflorum* (*Campanulaceae*)

Триба, род, секция, вид	Исследованные образцы	Число борозд	Полярная ось (P), мкм	Экваториальный диаметр (E), мкм	P/E
Tribe *Cyanantheae*					
Genus *Cyananthus*					
	Палиногруппа I				
Sect. *Cyananthus*					
C. lobatus Wall. ex Benth.	Nepal: Gosainkunda, Shrestha 124 (LE)	6—7(8)	34—45	40—46	0.85—1.0
C. hayanus Marq.	Nepal: Tukuche, Staiton et al. 7259 (E)	(6)7(8)	43—46	40—47	0.97—1.06
C. integer Wall. ex Benth.	India: Gurhwal, Falconer 617 (K)	7—9	41—43	43—48	0.86—0.93
C. microphyllus Edgew.	Nepal: Khangsar, Lowndes 1236 (BM)	7—8	36—42	36—44	0.93—1.0
C. cordifolius Duthie	Nepal: Marsyangdi, Mc Beath 1461 (E)	7	42—45	40—43	1.0—1.05
C. himalaicus Shrestha	Nepal: Gurjakhani, Staiton et al. 3918 (E)	7—8	35—43	37—45	0.84—1.0
C. pedunculatus Clarke	Nepal: Tamur Valley, Staiton 1126 (BM)	7(8)	41—46	44—47	0.93—1.0
C. sherriffii Cowan	Tibet: Tsari, K. Ward 12320 (BM)	7—8	46—51	48—55	0.87—1.0
Sect. *Stenolobi* Franch.					
C. incanus Hook. et Thoms. subsp. *incanus*	India: Sikkim, Cave 65/47 (E)	8(9)	40—45	35—41	1.11—1.14
C. incanus subsp. *petiolatus* (Franch.) Hong et Ma	Tibet: Soulie 2798 (K)	8	41—44	37—42	1.12—1.15
C. pilosus (Marq.) Shrestha	Yunnan: Forrest 13279 (E)	8	46—50	41—47	1.11—1.17
C. delavayi Franch.	Yunnan: Delavay (LE)	7—8	40—46	44—47	0.91—1.0
C. formosus Diels	Yunnan: Forrest 30569 (E)	8—9	45—51	42—46	1.07—1.11
C. dolichosceles Marq.	Szechuan: Pratt 572 (K)	8(9)	45—50	38—43	1.10—1.25
C. longiflorus Franch.	China: Chao chau, Mc Laren'L' 141 (E)	9	50—52	42—45	1.15—1.20
C. wardii Marq.	Tibet: Ward 6082 (K)	8(9)	43—46	42—48	1.0—1.08
C. flavus Marq.	Yunnan: Rock 25014 (BM)	7(8)	37—41	37—41	1.0
C. macrocalyx Franch.	Yunnan: Forrest 28900 (E)	8	41—50	34—46	1.1—1.2
C. spathulifolius Nannf.	India: Sikkim, Cooper 424 (E)	8(9)	43—46	40—41	1.08—1.12
C. leiocalyx (Fr.) Cowan	Yunnan: Delavay 96 bis (LE)	8	36—43	38—43	0.92—1.0

Кроме шипиков, в характере экзины большую роль играют перфорации, которые присутствуют у всех исследованных видов. Перфорации частые, располагаются между шипиками. У одних видов они четкие и относительно крупные (*C. macrocalyx, C. longiflorus*: табл. I, *8*; *C. hookeri*: табл. I, *2*; *C. formosus*), у других очень мелкие и иногда едва заметные, как, например, у *C. cordifolius, C. pedunculatus, C. incanus, C. integer*, не только из-за размеров, но и из-за покрывающей их трифины. Перфорации пронизывают покров, образуя каналы, хорошо различимые в покрове на ультратонких срезах (табл. III, *1*).

Форма пыльцевых зерен	Толщина экзины, мкм		Ширина мезокольпиума, мкм	Диаметр апокольпиума, мкм	Деформация, %	Типы и подтипы
	на экваторе	на полюсе				
Сплющенно-шаровидная, шаровидная	2.5	4.1	13—20	19—20	12	1а
Шаровидная	2.0	4.5	12—16	20—21	94	1а
Сплющенно-шаровидная, шаровидная	2.4	4.0	13—16	19—20	18	1б
Шаровидная	2.0	3.6	13—17	22—25	10	1б
То же	2.3	4.2	12—15	22.5	35	1б
Сплющенно-шаровидная	2.1	3.7	11—16	20—22	29	1б
Шаровидная	2.2	4.0	12—17	20.5	5	1б
Сплющенно-шаровидная, шаровидная	3.1	5.2	16—19	20—23	56	1в
Широкоэллипсоидальная	2.1	4.2	10—12	20	—	2а
То же	2.3	4.4	14—16	19.5	40	2а
» »	2.5	4.5	14—15	20	6	2а
Шаровидная	2.7	4.5	13—17	20	55	2а
Широкоэллипсоидальная	2.4	4.9	10—17	22	—	2б
Эллипсоидальная	2.3	4.8	10—15	19	8	2а
То же	2.4	4.9	11—13	20	6	2а
Шаровидная	3.0	3.8	12—18	23	66	2в
То же	2.1	3.7	14—16	20	40	2а
Эллипсоидальная	2.5	3.8	16.5	23	48	2б
Широкоэллипсоидальная	2.1	4.3	10—15	21	—	2б
Шаровидная	1.8	3.0	11—13	20	23	2а

По характеру строения перфораций к особому типу принадлежит *G. wardii*, в тектуме которого имеются редкие, очень крупные перфорации, а также встречаются нерегулярные, не имеющие определенных очертаний (табл. II, *5*) неглубокие погружения (лакуны) экзины.

Поверхность пыльцевых зерен может быть ровной (*C. himalaicus*: табл. I, *3*; *C. cordifolius, C. integer*), волнистой (*C. delavayi, C. incanus, C. pilosus*) и изредка крупнобугорчатой (*C. lobatus*: табл. II, *8; C. hayanus*). На буграх расположено по нескольку очень мелких шипиков. У некоторых видов вздутые основания шипиков, соединяясь по 2—4, а иногда и более, образуют подобие корот-

Триба, род, секция, вид	Исследованные образцы	Число борозд	Полярная ось (P), мкм	Экваториальный диаметр (E), мкм	P/E
Sect. *Annui* (Lian) Hong et Ma					
C. inflatus Hook. et. Thoms.	Nepal: Gosainkunda, Shrestha 111 (LE)	8	38—41	36—38	1.0—1.1
C. fasciculatus Marq.	Yunnan: Rock 11682 (E)	(7)8	37—39	34—37	1.02—1.05
C. lichiangensis Smith	Yunnan: Forrest 6369 (E)	(7)8	34—38	35—36	0.94—1.0
Палиногруппа II					
C. hookeri Clarke					
var. *hookeri*	Nepal: Gosainkunda, Shrestha 146 (LE)	10—12	40—45	39—43	1.0—1.07
var. *levicaulis* Franch.	Yunnan: Forrest 20165 (E)	8(9)	36—40	35—37	1.0—1.05
Близкие роды					
Tribe *Wahlenbergieae*					
Leptocodon gracilis (Hook. et Thoms.) Lem.	India: Sikkim, J. D. Hooker (LE)	8	41—56	41—58	0.96—1.04
Codonopsis ovata Benth.	India: N. W. Himalaya, Anonymous 19896 (LE)	7—8	50—56	54—66	0.89—0.91
Tribe *Ostrowskieae*					
Ostrowskia magnifica Regel	USSR: Tadjikistan, Stepanko 143 (LE)	(5)6—7	49—70	110—126	0.56—0.80
Tribe *Platycodoneae*					
Platycodon grandiflorum (Jacq.) A. DC.	China: N. E. Manchuria, N. Semenov 283. (LE)	5—6 (бороздно-оровые)	50	60—66	0.75—0.81

ких, невысоких, пологих гребней, отделенных друг от друга понижениями (*C. sherriffii*: табл. II, *4*).

Ультраструктура слоев экзины пыльцевых зерен была выявлена на тонких срезах, изученных в ТЭМ, у некоторых видов рода *Cyananthus* (*C. lobatus, C. inflatus, C. hookeri, C. formosus*). Во всех случаях экзина характеризуется единым тектатно-колумеллятным типом. Эктэкзина имеет 3-слойное строение: она состоит из тектума, колумелл и подстилающего слоя. Тектум достаточно толстый, варьирующий по толщине, иногда пересечен радиальными каналами. Изредка на тектуме наблюдаются шипики, под шипиком располагается колумелла. Подстилающий слой более или менее монолитный, по толщине равен тектуму. Колумеллы мощные, средней длины, расставленные, имеющие специфическую форму: суженные в средней части и расширяющиеся по направлению к тектуму и подстилающему слою. В промежутках между колумеллами наблюдаются большие скопления трифины в виде капель и конгломератов, меньшее содержание ее имеется на поверхности экзины (табл. III, *1*).

На ряде срезов отчетливо заметна в виде белой линии граница между эктэкзиной и эндэкзиной; хотя последняя в 2—3 раза тоньше подстилающего слоя, она хорошо выражена. В межапертурной области структура ее чаще гомогенная, и лишь иногда наблюдаются белые линии ламелляции; в районе апертур ламеллятность отчетливо выражена. Ламеллы мощные, рыхло расположенные.

Для выяснения родственных связей рода *Cyananthus* параллельно исследовалась в СМ, СЭМ и ТЭМ пыльца близких по морфологии родов *Leptocodon,* *Продолжение таблицы*

Форма пыльцевых зерен	Толщина экзины, мкм		Ширина мезокольпиума, мкм	Диаметр апокольпиума, мкм	Деформация, %	Типы и тип
	на экваторе	на полюсе				
Шаровидная	2.7	3.2	10—11	19	31	3
То же	2.7	4.1	10—11	19.5	—	3
» »	2.0	2.5	12—13	19	2	3
Шаровидная	2.3	3.1	11—13	20—25	46	4
То же	2.4	3.6	11—12	—	42	4
Сплющенно-шаровидные, шаровидные	2.1	3.9	12—20	25	65	
Сплющенно-шаровидные	2.1	2.2	16—23	30	32	
То же	3.0	1.9	42—51	—	6	
» »	2.1	2.1	32—36	41—46	28	

Codonopsis, Ostrowskia, а также *Platycodon.* Как отмечалось выше, Аветисян (1986) роды *Leptocodon, Codonopsis, Ostrowskia* вместе с *Cyananthus* выделила в отдельную палиногруппу и, рассматривая их как наиболее примитивные в сем. *Campanulaceae,* поместила в основание разработанной ею схемы вероятной эволюции пыльцевых зерен в семействе.

Проведенное нами исследование пыльцевых зерен этих родов не только в СМ, СЭМ, но и особенно в ТЭМ позволило несколько по-иному осветить вопрос, связанный с эволюцией этой группы. Основные морфологические признаки некоторых представителей вышеперечисленных родов приведены в таблице.

По характеру поверхности экзины и по ультраструктуре слоев, слагающих оболочку, наиболее близким к *Cyananthus* является *Leptocodon,* изученный нами на примере *L. gracilis* (табл. III, *3, 4*). Пыльцевые зерна этого вида 8-бороздные, сплющенно-шаровидные, крупных размеров, 41—56×41—58 мкм. Экзина 2.1 мкм на мезокольпиумах, утолщается на апокольпиумах до 3.9 мкм. Скульптура перфорированно-шипиковатая, шипики довольно крупные, расставленные, перфорации отчетливые, мелкие, очень частые. На ультратонких срезах экзина, так же как у *Cyananthus,* представлена 3-слойной эктэкзиной и слоем эндэкзины. Сходство с *Cyananthus* проявляется в строении тектума, более или менее монолитного, иногда пересеченного каналами, весьма похожих по форме колумелл и эндэкзины, ламеллятной в области апертур.

Сравнивая роды *Cyananthus* и *Codonopsis*, можно видеть, что последний обладает признаками, которые свидетельствуют о более высокой эволюционной организации. Пыльцевые зерна *Codonopsis ovata* сопоставимы по размерам с пыльцевыми зернами видов *Cyananthus*. Они 7—8-бороздные, сплющенно-шаровидные, размером 50—55×54—60 мкм, с экзиной 2.2 мкм толщ., одинаковой как на полюсе, так и на экваторе. Скульптура морщинисто-перфорированная (*C. pilosa, C. ovata:* табл. III, *5, 6*) или перфорированная с шипиками (*C. ussuriensis*) (Lee et al., 1985).

На срезах пыльцевых зерен, выполненных для *Codonopsis ovata* (табл. III, *2*), в общих чертах прослеживается сходство с *Cyananthus* и *Leptocodon* по числу слоев, слагающих экзину, и строение их как в межапертурном районе, так и в области апертур. Однако полного сходства нет, наблюдаются определенные различия в строении тектума. Если у *Cyananthus* (табл. III, *1*) и *Leptocodon* (табл. III, *3*) тектум более или менее монолитный, состоящий из целиком слившихся головок колумелл с редкими узкими каналами, то у *Codonopsis* строение его более сложное. Очень часто вытянутые головки колумелл не сливаются, а располагаются рыхло или плотно прижаты друг к другу, но так, что форма их хорошо различима (табл. III, *2*).

Такая дифференцированность тектума свидетельствует об эволюционной подвинутости рода *Codonopsis*. Он занимает как бы промежуточное положение между более примитивными *Cyananthus, Leptocodon* и более продвинутым *Platycodon*.

Необходимо отметить, что полученные нами микрофотографии ультратонких срезов экзины *Codonopsis* отличаются от иллюстрации среза этого вида, приведенной Dunbar (1984), где наблюдается полное отсутствие тектума. На этом основании ею был сделан вывод о редуцированности его. В действительности же подстилающий слой у *Codonopsis* может отсутствовать, но только около апертуры. Приведенный *Dunbar* (1984) срез, вероятно, прошел близ борозды и вдоль нее. Нами на серии срезов было установлено, что в межапертурной области подстилающий слой всегда присутствует.

Анализ выполненных срезов свидетельствует о том, что все 3 рода составляют более или менее родственную группу, в которой наиболее близкими являются *Cyananthus* и *Leptocodon*. Род *Codonopsis* обладает чертами подвинутости, проявляющимися в дифференцированности тектума и тенденции к образованию более сложной морщинисто-перфорированной скульптуры в отличие от простой перфорированной скульптуры у *Cyananthus* и *Leptocodon*. Очень похожую скульптуру можно наблюдать у более высокоорганизованных родов *Campanulaceae*, например *Campanula takesimana* Nakai, хотя по всем остальным морфологическим признакам он вполне закономерно занимает место в группе *Cyananthus*.

Весьма дальнее родство роды *Cyananthus, Leptocodon, Platycodon* обнаруживают с родом *Ostrowskia*, который справедливо выделяется в самостоятельную трибу не только по признакам общей морфологии (Федоров, 1957; Камелин, 1973), но и по строению плодов (Колаковский, 1991). Это находит подтверждение как в особенностях внешней морфологии пыльцевых зерен, позволившей Аветисян рассматривать этот род в качестве самостоятельного типа, так и в весьма своеобразной структуре слоев экзины, характеризующейся полной редукцией подстилающего слоя (табл. IV, *2*) (Тарасевич, Шрестха, 1992).

Изученный нами для сравнения род *Platycodon*, так же как и вышерассмотренные роды, обладает большим числом апертур (5—6), которые, однако, устроены более сложно: в центре борозд располагаются крупные оры. По ультраструктуре экзины этот род занимает промежуточное положение между *Codonopsis* и *Ostrowskia*. *Ostrowskia*, как и *Platycodon*, обладает сильно расчлененным тектумом, образованным хорошо различимыми головками стерженьков. Однако наблюдаемое своеобразие в строении подстилающего слоя, который является фрагментарным или вообще отсутствует (табл. IV, *4*), указывает на более близкую его связь с родом *Ostrowskia*. Наличие же сложных бороздно-оровых апертур свидетельствует о его эволюционной подвинутости.

Анализ признаков пыльцевых зерен изученных видов *Cyananthus* позволяет провести типификацию материала и сопоставить ее с систематическим делением рода. При установлении палиногрупп, типов и подтипов важнейшими признаками являются форма пыльцевых зерен, их размеры, число апертур и характер поверхности экзины. Все исследованные виды объединяет общий признак — бороздный тип апертур, являющийся признаком родового ранга. На основании числа апертур установлены 2 палиногруппы, которые могут соответствовать рангу подрода. В составе палиногрупп выделены типы и подтипы, совпадающие в основном с систематическими категориями. Признаком видового ранга является характер скульптуры, который наблюдается лишь в СЭМ. Виды проявляют большое сходство по ультраскульптуре поверхности, и различать их между собой часто не удается. На основании этого признака можно лишь выделять группы видов, образующие подтипы, которые могут соответствовать рангу подсекций. На основании числа апертур, формы пыльцевых зерен и характера утолщений экзины на полюсах подтипы объединяются в типы, которые соответствуют рангу секции.

Палиногруппа I. Пыльцевые зерна 6—9-бороздные

Тип 1. Пыльцевые зерна 7—8-бороздные, шаровидные, сплющенно-шаровидные, крупные, с утолщениями на полюсах.

Подтип а. Поверхность крупнобугорчатая, с шипиками и перфорациями. К нему принадлежат *C. lobatus* (табл. II, *8*) и *C. hayanus*. Эти виды хорошо различаются по размерам бугорчатых образований: у *C. lobatus* они значительно крупнее, чем у *C. hayanus*.

Подтип б. Поверхность ровная, с шипиками и перфорациями. *C. pedunculatus, C. himalaicus:* табл. I, *3*; *C. cordifolius; C. microphyllus; C. integer:* табл. I, *5*; II, *7*.

Подтип в. Поверхность неровная, с погружениями и намечающимися гребнями. Этот подтип представлен единственным видом — *C. sherriffii* (табл. II, *3, 4*).

Тип 2. Пыльцевые зерна 8—9-бороздные, чаще широкоэллипсоидальные, реже почти шаровидные, крупные, с хорошо выраженными утолщениями на полюсах.

Подтип а. Поверхность слабо волнистая или почти ровная, с мелкими, частыми перфорациями и мелкими шипиками. *C. incanus, C. pilosus, C. dolichosceles, C. longiflorus:* табл. I, *8*; *C. leiocalyx, C. delavayi, C. flavus.*

Подтип б. Поверхность со сравнительно крупными и четкими перфорациями, ориентированными в виде рисунка вокруг вздутых оснований шипиков. *C. spathulifolius:* табл. II, *2; C. macrocalyx, C. formosus.*

Подтип в. Поверхность ямчато-перфорированная, шипиковатая, с нерегулярными крупными лакунами и регулярными мелкими ямками, сопоставимыми по размерам с перфорациями. *C. wardii:* табл. II, *5, 6*.

Тип 3. Пыльцевые зерна (7)8—9-бороздные, шаровидные, мелких размеров, со слабыми утолщениями на полюсах, поверхность сильно волнистая, с мелкими перфорациями и частыми шипиками. *C. inflatus*: табл. I, *7*; *C. fasciculatus, C. lichiangensis.*

Палиногруппа II. Пыльцевые зерна 10—12-бороздные

Тип 4. Пыльцевые зерна шаровидные, с сильно выраженными полярными возвышениями. *C. hookeri*: табл. I, *1, 2, 4*.

Сравнение представленной классификации рода на основании признаков пыльцы с его таксономическим делением, предложенным Hong и Ma (1991), приводит нас к следующим выводам. Палиногруппа I является самой большой по объему и включает в себя секции *Cyananthus, Stenolobi* и *Annui*. В ее составе четко выделяется секция *Annui*, представители которой являются однолетними растениями. Они имеют самые мелкие размеры пыльцевых зерен и экзину почти без утолщений на полюсах. Секция *Cyananthus* неоднородна по составу, она подразделяется на 3 подтипа. Особое место среди них занимает подтип, представленный единственным видом — *C. sherriffii,* пыльцевые зерна которого имеют крупные размеры, своеобразную скульптуру и толстую экзину на полюсах. Особенности морфологии этого вида не противоречат выделению его в отдельную секцию.

Секция *Stenolobi* охарактеризована 3 подтипами, среди которых особое место занимает *C. wardii,* который по характеру скульптуры пыльцевых зерен может быть рассмотрен в качестве самостоятельной секции.

Палиногруппа II включает в себя единственный вид — *C. hookeri,* который занимает весьма обособленное положение. Установленные 2 палиногруппы могут соответствовать рангу подродов.

Обращает на себя внимание тот факт, что *C. hookeri,* изученный из 3 географических точек (2 экз. из Китая и 1 из Непала), характеризуются различной морфологией пыльцевых зерен. Систематики рассматривают в составе этого вида 2 разновидности. Для образца из Непала характерны самое большое в роде число борозд (10—12), крупные размеры, сильно выраженные полярные вздутия (polar caps) и своеобразная скульптура. Образец из Китая имеет более мелкую пыльцу, 8—9-бороздную. Учитывая столь существенные различия в морфологии пыльцевых зерен, нужно ставить вопрос о рассмотрении этих разновидностей в статусе 2 самостоятельных видов.

Обнаружено проявление полиморфизма пыльцевых зерен у некоторых видов. В частности, у *C. lobatus* отчетливо выражена крупная бугорчатость пыльцевых зерен в образцах из Индии, в то время как пыльца образцов из Непала имеет слабо выраженную бугорчатость. Кроме того, в работе Dunbar (1975) приводится микрография пыльцевого зерна того же вида с необычной складчатой скульптурой, не обнаруженной нами ни у одного из изученных видов. Разная степень бугорчатости зафиксирована нами и у эндемичного для Индии вида *C. integer*.

При изучении морфологии пыльцевых зерен *Cyananthus* мы обращали внимание на их деформацию и подсчитывали процентное содержание стерильных и деформированных. Деформация выражалась в изменении формы, в значительно более мелких размерах, утончении экзины, смятости и уплощенности зерен. Как известно, предполагается несколько причин, которые могли вызвать такие отклонения в морфологии (Куприянова, 1965). Это — полиплоидия, апомиксис, гибридизация, крайние условия произрастания и др. Для рода *Cyananthus* сведений в литературе по этому вопросу мы не обнаружили. Однако один из авторов настоящей статьи (К. Шрестха), начавший изучение хромосом у одного из видов — *C. hookeri* (непальский экземпляр), обнаружил у него полиплоидию; это сопровождается высоким содержанием деформированной пыльцы (около 50%).

Вероятно, причиной деформации могла быть также широко распространенная в природе интрогрессивная гибридизация, происходившая в зонах контактов ареалов видов, их частичного или полного наложения. На формировании пыльцы могли отразиться и крайние условия существования на границах ареалов, особенно обширных, когда к ним приурочены местонахождения образцов. Примером может служить *C. inflatus*, ареал которого охватывает Гималаи и Китай. Исследованные образцы происходят из восточной части ареала (Юньнань) и содержат 31% деформированной пыльцы.

Анализ морфологических особенностей пыльцевых зерен, а также общие эволюционные тенденции в сем. *Campanulaceae* (Аветисян, 1988) позволяют в общих чертах наметить основные направления эволюции в роде *Cyananthus*. Наиболее важными, определяющими признаками являются апертуры, скульптура и характер утолщения экзины на полюсах. В роде *Cyananthus* эволюция шла в 3 направлениях: уменьшения числа апертур, усложнения скульптуры и редукции утолщения экзины на полюсах. По характеру скульптуры самым продвинутым в роде является *C. hookeri*, обладающий скульптурой, близкой к мелкосетчатой, в отличие от более простой, перфорированной у остальных видов. Эволюция апертур шла по пути уменьшения их числа. У более продвинутой секции *Cyananthus* число их (6)7—8, а у самого древнего и, возможно, примитивного по этому признаку вида *C. hookeri* — 10—12. Одной из особенностей строения экзины является наличие полярных утолщений, которые имеют тенденцию к редукции. По этому признаку самой продвинутой является секция *Annui* (почти без утолщений на полюсах), а самым примитивным — вид *C. sherriffii* (с самой толстой экзиной в роде).

Выводы

Проделанная работа позволяет сделать следующие выводы.

1. Проведенное впервые на большом фактическом материале исследование пыльцевых зерен рода *Cyananthus* с помощью СМ, СЭМ и ТЭМ позволило дать достаточно полную характеристику рода в целом и уточнить вопросы таксономии рода, родственные связи и его место в сем. *Campanulaceae*.

2. Палинологические данные свидетельствуют о том, что род *Cyananthus* не может быть отнесен к сем. *Polemoniaceae*, как это ранее делалось некоторыми систематиками. Это семейство отличается более совершенными бороздноровыми и многопоровыми пыльцевыми зернами со струйчатой и сетчатой скульптурой экзины.

3. С палинологической точки зрения род довольно однороден и представляет собой естественную группу.

4. Выявлено, что род *Cyananthus* по строению апертур относится к бороздному типу и характеризуется единым строением спородермы.

5. Установлены 2 палиногруппы с 4 типами и 6 подтипами. Типы соответствуют секциям. При разделении видов на группы по числу апертур нужно ставить вопрос о соответствии их подродам, а подтипов — рангу подсекций.

6. Уточнен статус видов *C. hookeri, C. wardii, C. sherriffii*, которые могут быть выделены в самостоятельные секции.

7. Результаты исследования указывают на незначительную дифференциацию на видовом уровне, поэтому выделены группы видов.

8. Намечены линии вероятного развития пыльцевых зерен на основании анализа их признаков. Эволюция шла в 3 направлениях: дифференциации скульптуры, уменьшения числа апертур и редукции утолщений экзины на полюсах. Наиболее продвинутой по числу апертур является секция *Cyananthus*, по характеру скульптуры — *C. hookeri*, по строению экзины на полюсах — секция *Annui*.

9. Особое внимание обращает на себя *C. hookeri*, сочетающий в себе черты продвинутости по строению экзины и примитивности (или древности) по числу апертур.

10. Изучение морфологических особенностей пыльцевых зерен, в первую

очередь, внутреннего строения экзины *Cyananthus* и близких родов (*Leptocodon, Codonopsis, Ostrowskia, Platycodon*), позволило уточнить место *Cyananthus* в сем. *Campanulaceae*. Самое близкое родство *Cyananthus* обнаруживает с *Leptocodon*. Род *Codonopsis* эволюционно более продвинут. Род *Ostrowskia* занимает изолированное положение в семействе. Самым эволюционно продвинутым в этой группе является *Platycodon*.

11. Полученные нами результаты подтверждают мнение Тахтаджяна, Lian и Hong и др. о том, что *Cyananthus* является наиболее примитивным в семействе, и о необходимости выделения его в самостоятельную трибу. Род *Leptocodon* занимает промежуточное положение между трибами *Cyanantheae* и *Wahlenbergieae*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян Е. М. Морфология пыльцы сем. *Campanulaceae* и близких к нему семейств (*Sphenocleaceae, Lobeliaceae, Cyphiaceae*) в связи с вопросами их систематики и филогении // Тр. Бот. ин-та АН АрмССР. 1967. Т. 16. С. 5—41. — *Аветисян Е. М.* Палинология семейства *Campanulaceae, Sphenocleaceae* и *Pentaphragmataceae* // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 8. С. 1003—1010. — *Аветисян Е. М.* Палинология надпорядка *Campanulanae:* Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1988. 34 с. — *Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 356 с. — *Колаковский А. А.* Колокольчиковые Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1991. 175 с. — *Куприянова Л. А.* Палинология сережкоцветных. М.; Л.: Наука, 1965. 215 с. — *Тарасевич В. Ф., Серов В. П.* Морфология и ультраструктура пыльцы родов *Clematis* и *Atragene* (*Ranunculaceae*) в связи с их систематикой // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 11. С. 1491—1501. — *Тарасевич В. Ф., Шрестха К. К.* Палинологические данные о положении рода *Ostrowskia* в семействе *Campanulaceae* // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 27—30. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Федоров Ан. А.* Колокольчиковые — *Campanulaceae* // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 24. С. 126—450. — *Bentham G. Cyananthus* // J. F. Royle. Illustrations of the botany of the Himalayan mountains and of the Flora of Cashmere. Vol. 1. London, 1835. 309 p. — *Bentham G., Hooker J. D.* Genera Plantarum. Vol. 2. Londini, 1876. 557 p. — *Chapman J. L.* Comparative palynology in *Campanulaceae* // Trans. Kansas Acad. Sci. 1966. Vol. 69. N 3-4. P. 197—200. — *Cronquist A.* An integrated system of classification of flowering plants. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1981. 1262 p. — *Dunbar A.* On pollen of *Campanulaceae* and related families with special reference to the surface ultrasculpture. Pt 1. *Campanulaceae:* subfam. *Campanuloideae* // Bot. Not. 1975. Vol. 128. N 1. P. 73—101. — *Dunbar A.* Pollen morphology in *Campanulaceae*. 4 // Nord. J. Bot. 1984. Vol. 4. N 1. P. 1—19. — *Edgeworth M. P.* Descriptions of some unpublished species of plants from N. W. India // Trans. Linn. Soc. (London). 1846. Vol. 20. P. 82. — *Erdtman G.* Pollen morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms. Stockholm: Almquist and Wiksell, 1952. 539 p. — *Franchet M. A.* Le genre *Cyananthus* // Journ. Bot. (Paris). 1887. Vol. 1. P. 241—247. — *Hong D. Y., Ma L. M.* Systematics of the genus *Cyananthus* // Acta Phytotax. Sin. 1991. Vol. 29. N 1. P. 25—49. — *Lee S., Chung Y. J., Lee J.* A palynotaxonomic study of the korean *Campanulaceae* // Kor. J. Pl. Taxon. 1985. Vol. 18. N 2. P. 1—17. — *Lian Y. S. Cyananthus* // Fl. Rep. Popul. Sin. 1983. Vol. 73. N 2. P. 5—28. — *Marquand C. V. B.* Revision of the genus *Cyananthus* // Kew Bull. 1924. N 6. P. 241—255. — *Santisuk T. A.* Palynological study of the tribe *Ranunculaceae* // Opera Bot. 1979. N 48. P. 1—74. — *Schonland S. Campanulaceae* // A. Engler, K. Prantl. Die naturlichen Pflanzenfamilien. 1889. Bd 4. H. 5. S. 40—70.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 15 I 1992

SUMMARY

Pollen morphology of 23 species of *Cyananthus* was investigated by LM, SEM and TEM. Similar studies were also carried out in representatives of some closely related genera such as *Codonopsis, Leptocodon, Ostrowskia* and *Platycodon*. The genus *Cyananthus* is characterized by (6)7—9(10—12) colpate pollen grains; oblate spheroidal, spheroidal to ellipsoidal in shape with long colpi and more or less distinct polar caps. Surface ornamentation shows frequently distributed small spinules and perforations. Ultrastructure of exine exhibit three layered ectexine: poorly differentiated tectum, long columella and undivided foot layer; endexine is lamellated. 2 palynogroups, 4 pollen types and 6 subtypes are recognized within *Cyananthus*. The systematic position of *Cyananthus* in the family *Campanulaceae* is discussed. Specific pollen morphology of *Cyananthus* provides evidence for its primitiveness in the family and supports the view of systematists on placing the genus in a separate tribe. The genus *Leptocodon* is found to be the closest to *Cyananthus*. *Codonopsis* is an advanced genus in comparison to these genera. Moreover, *Ostrowskia* occupies an isolated position within the family.

УДК 582.32
© 1992

Р. Т. Рипецкий

ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА И ТЕМПЫ ЭВОЛЮЦИИ МХОВ

R. T. RIPETSKY. CHARACTERISTICS OF LIFE CYCLE AND RATES OF EVOLUTION OF MOSSES

Уровень внутривидовой генетической изменчивости у мхов, судя по результатам экспериментальных исследований, в частности исследований с использованием метода электрофореза белков, значительно выше традиционно предполагаемого на основании доминирования гаплофазы в жизненном цикле этих растений. Как свидетельствуют наблюдения за моноспоровыми лабораторными культурами, аутбридинг, по-видимому, весьма широко распространен и у однодомных мхов. Обсуждается возможность накопления в гаплофазе мутаций, практически не затрагивающих развитие гаметофита, но влияющих на развитие спорофита. Образование морфологически неразличимых географических и хромосомных рас рассматривается как феномен генетической дивергенции, не сопровождающейся видимыми проявлениями в морфологии фенотипа. В соответствии с концепцией E. Mayr (Майр, 1974) внутривидовая генетическая изменчивость мхов, сохраняющих морфологическую однородность в пределах обширных, к тому же дизъюнктивных ареалов, по-видимому, в большей мере обеспечивает гомеостаз вида, его пластичность и эволюционную инерцию, чем эволюционный потенциал.

В цикле развития организмов, размножающихся половым путем, происходит смена ядерных фаз: образование зиготы знаменует начало диплофазы; сразу же после завершения мейоза наступает гаплофаза. У многих водорослей и у высших растений смена ядерных фаз сопровождается сменой форм развития — гаметофита и спорофита. В качестве синонимов последних в современной литературе по высшим растениям (Тахтаджян, 1978; Абрамов, Абрамова, 1978) используются термины «гаметофаза—спорофаза».

В. Гофмейстер, создавший еще в 1851 г. учение о гаметофите и спорофите, рассматривал их как чередующиеся в жизненном цикле высших растений поколения — половое и бесполое. Термин «чередование поколений» и сейчас используется ботаниками, в частности, для мхов, гаметофит и спорофит которых четко отличаются друг от друга морфологически и, существуя в пределах единого организма, не срастаются своими тканями. После того как у высших растений был открыт мейоз и стало известно, что чередование гаметофита и спорофита в жизненном цикле происходит одновременно со сменой ядерных фаз, параллельность этих явлений интерпретировали как взаимозависимость, а морфологическое различие между гаметофитом и спорофитом начали объяснять различием в числах хромосом (Лазаренко, 1972). В дальнейшем, однако, в ряде групп растений (как высших, так и водорослей) было обнаружено явление апомиксиса, убедительно свидетельствующее о тотипотентности клеточных ядер гаметофита и спорофита. На основании опытов с мхом *Desmatodon randii* (Kenn.) Lazar., в которых впервые было установлено явление так называемого амфоморфизма, заключающееся в образовании на одном и том же гаплоидном гаметофоре как нормального, так и апогамных спорогонов, А. С. Лазаренко (1965) рассматривает чередование поколений как смену доминирования в реализации гаметофитных или спорофитных морфогенетических потенций. Согласно P. Bell (1970), жизненный цикл архегониат — это баланс между 2 типами морфогенеза, в инициации которых в норме решающая роль принадлежит не простому изменению числа хромосом, а процессам клеточной реорганизации в период оогенеза и образования мейоспор. Как свидетельствуют опыты с мхом *Pottia intermedia* (Turn.) Fürnr. (Рипецкий, 1979; Рипецкий, 1985), эпигенетические изменения, детерминирующие спорофитное развитие, могут очень стойко сохраняться в ряду клеточных поколений регенерированного из спорогонов апоспорического гаметофита, обусловливая его способность к апогамии.

Значение смены ядерных фаз в жизни вида не ограничивается морфогенетической функцией. Слияние гамет и мейоз способны в случаях аутбридинга обеспечивать большое разнообразие генотипов, подвергающихся естественному отбору, а благодаря существованию диплофазы создается запас внутривидовой генетической изменчивости. Как эти процессы происходят у мхов? Этот вопрос заслуживает специального обсуждения, поскольку среди высших растений только мхи смогли достичь значительного уровня разнообразия в условиях доминирования в жизненном цикле гаплофазы. Доминирование ее наряду с частым переходом к размножению вегетативным путем дает многим бриологам (Gemmell, 1950; Steere, 1954; Anderson, 1963; Crum, 1972) повод говорить о замедленных темпах эволюции. Вывод о генетическом обеднении и, следовательно, о низком эволюционном потенциале сделан на том основании, что в связи с доминированием гаплофазы рецессивные мутации в природе сразу попадают под действие отбора, и накопления скрытых рецессивов в популяциях происходить не должно.

В связи с таким утверждением следует, однако, иметь в виду, что насыщение природных популяций скрытыми рецессивами для эволюции не обязательно. Это касается, в частности, представителей перепончатокрылых насекомых, относящихся к одной из самых прогрессивных и быстро эволюционировавших ветвей насекомых. На примере наездников мормониелл экспериментально показано, что у диких самок этого перепончатокрылого, не отличающегося малой мутабильностью, благодаря гаплоидности самцов скрытые рецессивные мутации в гетерозиготном состоянии отсутствуют (Гершензон, 1985). Постулируя широкое распространение в популяциях высших растений тесно интегрированных мультилокусных единиц, R. Allard (1975) считает, что эволюционно эффективный уровень генетической изменчивости может быть значительно ниже традиционно предполагаемого. Тем не менее, по мнению ряда бриологов (Anderson, 1963; Crum, 1972; Бардунов, 1974, 1984), о замедленной эволюции мхов свидетельствуют обширные видовые ареалы с уровнем дизъюнкции, часто гораздо более высоким, чем у других высших растений, а также наличие множества реликтовых форм. Согласно палеоботаническим данным, представители мохообразных, возраст которых восходит по крайней мере к первой половине палеозоя, на протяжении длительного геологического времени относительно мало изменились по сравнению с современными формами (Нейбург, 1956; Савич-Любицкая, Абрамов, 1958; Jovet-Ast, 1967). Хотя доводы в пользу замедленной эволюции весьма убедительны, сторонников этой концепции все чаще упрекают (Лазаренко, 1973; Longton, 1976; Cummins, Wyatt, 1981) в недооценке внутривидовой наследственной изменчивости.

Многие виды мхов существуют в виде 2 или более хромосомных рас (Лазаренко и др., 1971; Smith, 1978). Опыты по культивированию в унифицированных условиях растений отдельных видов мхов и печеночников, собранных в различных пунктах их ареалов, свидетельствуют о том, что генотипическая изменчивость составляет значительную часть общей изменчивости по целому ряду морфологических и физиологических признаков. У *Marchantia polymorpha* L., например, обнаружены генетически обусловленные различия между популяциями в чувствительности к свинцу (Briggs, 1972) и естественной гамма-радиации (Sarosiek, Wozakowska-Natkaniec, 1968), у *Pohlia proligera* Lindb. — в морфологии выводковых телец (Lewis, Smith, 1977), у *Polytrichum stric-*

tum Brid. — в длине и количестве листьев, а также в годичном приросте гаметофита (Longton, 1974), у *Pohlia nutans* (Schreb.) Lindb. и *P. cruda* (L.) Lindb. — в темпах развития спорофита (Clarke, Greene, 1970, 1971), у *Funaria hygrometrica* Hedw. — в размерах спор (Wetz, Heyn, 1981), а также устойчивости к меди и цинку (Shaw, 1988), у *Weisia tortilis* (Schwaegr.) C. Müll. — в характере роста и дифференциации протонемы, ее чувствительности к УФ-облучению (Кардаш и др., 1988).

Для оценки уровня внутри- и межпопуляционной генетической изменчивости в настоящее время чаще всего прибегают к электрофоретическому анализу состава молекулярных форм ферментов. Этот метод позволяет со сравнительно небольшой затратой времени определять изменения генов. Главный его недостаток — возможность анализировать лишь локусы генов, кодирующих энзимы, для обнаружения активности которых известны способы окрашивания. Сегодня это 20—100 локусов структурных генов, составляющих не более 0.0005 % суммарной ядерной ДНК. Вне учета остаются изменения регуляторных генов. Тем не менее благодаря сравнительной простоте метод электрофореза белков широко используется при исследовании внутривидовой генетической структуры у различных животных и растений. В последнем десятилетии его начали применять в этих целях и бриологи.

Поскольку состав молекулярных форм многих ферментов меняется в ходе онтогенеза мхов (Rothe, 1972; Хоркавців та ін., 1987), для анализа внутривидовой генетической изменчивости необходимо брать растения, находящиеся в одной и той же стадии развития. Имеются данные (Zieliński, 1987; Баїк та ін., 1989), свидетельствующие о том, что изменения, затрагивающие число, электрофоретическую подвижность и активность отдельных изоферментов как биохимических маркеров генов, могут иногда носить характер длительных модификаций. Неучет этого обстоятельства может сказываться на частоте аллелей, определяемой с помощью метода электрофореза белков (Zieliński, 1987). Следовательно, для анализа лучше всего использовать растения мха, выращенные в одинаковых условиях из спор. Образование мейоспор, как свидетельствуют наблюдения над апогамией в диплофазе мхов (Рипецкий, 1985), нивелирует даже исключительно стойкие эпигенетические изменения.

Уровень внутривидовой генетической изменчивости мхов (Cummins, Wyatt, 1981; Daniels, 1982, 1985a, b; Vries et al., 1983; Wyatt et al., 1987, 1989), как и печеночников (Krzakowa, 1977; Krzakowa, Szweykowski, 1979; Szweykowski, 1984; Odrzykoski, 1987), оцениваемый посредством гель-электрофореза белков, оказался значительно выше предполагаемого на основании традиционных представлений о низком эволюционном потенциале, в целом примерно таким же, как у других высших растений.

Так, например, из 4 анализируемых ферментов (кислая фосфатаза, глутаматдегидрогеназа, малатдегидрогеназа и фосфоглюкоизомераза) 15 пространственно изолированных популяций двудомного мха *Atrichum angustatum* (Brid.) B. S. G. в 3 регионах Западного Техаса (США) лишь один (глутаматдегидрогеназа) оказался мономорфным. Что касается остальных 3 ферментов, то в среднем на каждые 4 исследованных образца один отличался по электрофоретическому фенотипу. Небольшой уровень генетического полиморфизма обнаружен даже внутри дерновинок размером 5×5 см (Cummins, Wyatt, 1981).

Средняя полиморфность 13 популяций двудомного *Plagiomnium ciliare* (C. Müll.) Kop. из Аппалачских гор и Пидмонта (США) по 14 ферментным локусам достигала 71 %, т. е. величины, типичной для высоко аутбредных, опыляемых ветром цветковых растений (Wyatt et al., 1987). Судя по частоте ферментных фенотипов эстеразы и кислой фосфатазы у растений *Pottia intermedia*, выращенных в лаборатории из спор коробочек из различных мест произрастания в окр. г. Львова, достаточно большим запасом генетической изменчивости могут обладать и однодомные мхи (Рипецкий, Кит, 1988). Предстоит выяснить, каким образом формируется такой резерв изменчивости в условиях доминирования в жизненном цикле гаплофазы и как высокий уровень внутривидовой генетической изменчивости согласуется с представлением о замедленной эволюции мхов.

По мнению ряда бриологов, мхи, по крайней мере большинство из них, по происхождению полиплоиды, и возможность сохранения рецессивных генов у них существует (Smith, 1978). Здесь, однако, необходимо иметь в виду, что в мейозе у многих автополиплоидных рас и видов полиплоидного генезиса в отличие от экспериментальных полиплоидов образуются вследствие отрегулирования мейоза типичные биваленты (Лазаренко и др., 1971). Признаков полиплоидии у таких рас и видов не обнаружено и в опытах по скрещиванию, т. е. полиплоидный гаметофит выступает у них как функциональный гаплоид (Cove, 1983), о гомологичности хромосом и гетерозиготности приходится говорить лишь по отношению к диплофазе. H. Cummins и R. Wyatt (1981) предполагают, что высокий уровень генетической изменчивости поддерживается у мхов, в частности у исследованного ими *Atrichum angustatum* (Brid.) B. S. G., благодаря адаптации, точно соответствующей отдельным микроместообитаниям, в результате которой селективное преимущество меняется в пределах очень коротких расстояний. Упомянутые авторы считают также целесообразным при объяснении способов поддержания генетического полиморфизма у мхов исходить из представлений Стеббинса о равновесии, устанавливающемся между частотой мутирования и отбором, действующим в гапло- и диплофазах в противоположных направлениях. В связи с этим уместно вспомнить, что у мохообразных встречаются виды, обладающие типичным гаметофитом и сильно измененным спорофитом. Известно, например, что у *Archidium* гаметофит в основном такой же, как у многих других родов *Dicranales*, в то время как спорофиту присущи специфические черты строения: рудиментарная ножка спорогона, сильно увеличенная стопа почти сферической формы, лишенная колонки коробочка, в которой образуется небольшое количество (обычно лишь 15) очень крупных (200—300 мкм в диам.) спор. У представителей родов *Andreaea* и *Sphagnum* на хорошо развитом гаметофите образуются спорогоны, лишенные ножек, а споровый мешок в коробочках видов этих родов в отличие от спорового мешка других мхов расположен сверху колонки в виде купола (Watson, 1964; Snider, 1975). По-видимому, в гаплофазе могут накапливаться, не подвергаясь естественному отбору, мутации, влияющие на развитие спорофита, но практически не затрагивающие гаметофит, в том числе и мутации генов, очень важные в эволюционном отношении, ответственные за нормальное протекание мейоза и частоту кроссинговера. В пользу такого предположения свидетельствует характер индуцированных биохимических мутантов мхов, иногда оказывающихся стерильными, хотя развитие гаметофита у них протекает нормально (Courtice et al., 1978). J. Szweykowski (1984) указывает на 3 возможных случая: жизнеспособным оказывается спорофит, либо только гомозиготный по данному гену, либо только гетерозиготный, либо как гомо-, так и гетерозиготный.

Основной предпосылкой для поддержания внутривидового генетического разнообразия у различных организмов является аутбридинг. Существование последнего у двудомных мхов не вызывает сомнений. Известно, однако, что многие двудомные виды из родов *Ceratodon, Barbula, Isothecium, Hypnum* и др. иногда обильно плодоносят, произрастая отдельными небольшими дерновинками. Они должны состоять по крайней мере из 2 генетически различных индивидов. Нет оснований думать, как отмечает A. Smith (1978), что иначе будет обстоять дело в дерновинках однодомных видов. Характерно, что нарушения в мейозе, указывающие на структурную или генетическую гетерозиготность, встречаются среди как двудомных, так и однодомных видов. Так, согласно данным, на которые ссылается этот автор, для бриофлоры Великобритании такие нарушения отмечены у 12.5 % двудомных и у 7.84 % однодомных видов. Распространено мнение о вторичной природе однодомности у мхов (Smith, 1978).

Для установления способа размножения у мхов (аутбридинг—инбридинг) следует вести наблюдения над односпоровыми лабораторными культурами. Впервые это было сделано А. С. Лазаренко и Е. Н. Лесняк (1972) при исследовании видов-близнецов *Desmatodon cernuus* (Hüb.) Bryol. eur. (n=26) и *D. ucrainicus* Lazar. (n=52). В культуре эти виды вели себя по-разному: 1-й оказался самостерильным, 2-й — самофертильным.

В опытах с *Physcomitrella patens* (Hedw.) B. S. G. мы наблюдали снижение жизнеспособности спор у длительно культивируемой (15-споровая репродукция) односпоровой инбредной линии по сравнению с природной популяцией.

Очень высокий (приблизительно 93 %) аутбридинг установлен у однодомного печеночника *Pellia epiphylla* (L.) Corda (n=9) на основании серологического и электрофоретического анализов растений, выращенных из отдельных спор одной и той же коробочки (Prus-Glowacki, Zieliński, 1987). Результаты свидетельствуют о расщеплении растений на 2 серологических типа, различающихся также по изоформам пероксидаз и некоторых дегидрогеназ.

Перекрестное оплодотворение, поддерживающее достаточно высокий уровень внутривидовой генетической изменчивости у однодомных видов, распространено гораздо шире, чем это можно предполагать, исходя из небольших расстояний распространения антерозоидов. Для большинства видов эти расстояния меньше 10 см и только для немногих — до 100 см (Longton, Schuster, 1983).

Анализируя работу перистомного аппарата мхов, Лазаренко (1956, 1957) приходит к выводу, что размножающимся с помощью спор растениям для сохранения вида не надо переносить споры на дальние расстояния. Благополучие вида, а значит, и его распространение не только на небольшие, но и на дальние расстояния обеспечиваются прежде всего заселением всех доступных поблизости мест в период, наиболее благоприятный для удержания спор на субстрате и для их прорастания. У *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv., например, в результате многолетних наблюдений выявлено (Miles, Longton, 1987), что в пределах родительских дерновинок выпадает около половины спор (до 450 млн на 1 м^2), причем инбридинг у этого вида, как свидетельствуют данные электрофореза, не является облигатным. Как считает Лазаренко (1957), распространение вида на небольшие расстояния из локальных популяций и субпопуляций в конечном счете должно лучше всего обеспечивать и отдаленное скрещивание. В. Грант (1985) видит преимущества в распространении вида таким способом и у семенных растений.

В процессе длительного естественного отбора мхи достигли в пределах относительной простоты организации высокого уровня приспособленности, специализации и видового разнообразия. Генетический полиморфизм, главным источником которого является аутбридинг, сыграл здесь, очевидно, первостепенную роль. В этом плане вегетативное размножение, очень важное, а иногда решающее в распространении многих видов мхов, выступает, по-видимому, все же как явление вторичное. Это, надо думать, касается и тех случаев, когда у видов, крайне редко образующих спорогоны и размножающихся вегетативно, мы обнаруживаем высокую степень генетической изменчивости. Такая ситуация наблюдается, например, у широко распространенного в США мха *Climacium americanum* Brid. При электрофоретическом анализе многочисленных образцов этого вида из 3 местообитаний лишь 2 фермента из 8 оказались мономорфными (Shaw et al., 1987). Отметим, что список облигатно стерильных видов при детальном исследовании все уменьшается (Smith, 1978). Как показали полевые опыты (During, Tooren, 1987), некоторые виды мхов продуцируют большое количество спор, однако образуют дернины в результате регенерации отдельных частей листостебельных побегов или роста утолщенных ризоидов, споры же дают начало новым растениям исключительно редко. Генетический полиморфизм у таких вегетативно размножающихся видов поддерживается, как считают вышеупомянутые авторы, главным образом благодаря так называемому мелкозернистому (fine-grained) типу смертности, т. е. отмиранию в дернинах независимо от их плотности лишь отдельных побегов или небольших групп побегов.

Многие виды мхов, занимая подчас огромные, как правило, гораздо более обширные, чем у большинства покрытосеменных, ареалы, почти всегда морфологически однородны. Этому, по мнению Л. В. Бардунова (1984) и других бриологов, способствуют мелкие размеры тела, позволяющие мохообразным произрастать в слабо меняющихся условиях микрониш без каких-либо существенных перестроек анатомо-морфологического характера. Как отмечает R. Wyatt (1985), у большинства мохообразных внешняя морфология достигла столь высокой степени совершенства, что дальнейшая их эволюция осуществляется главным образом за счет физиологических изменений; возникает вопрос о наличии корреляции между морфологической и генетической дифференциацией. V. Proctor (1972), например, обнаружил, что морфологически однородный вид печеночника *Riella americana* Howe et Underw. в Северной и Южной Америке представлен по крайней мере 3 репродуктивно изолированными географическими расами. Отсутствие корреляции между морфологической и генетической дифференциацией можно наблюдать и у хромосомных рас мхов. Свежеполученные экспериментальные полиплоиды мхов, в частности апоспорические, регенерированные из спорогонов, отличаются от исходных форм увеличенными размерами органов и клеток, замедленным ростом, неотрегулированностью мейоза. Природные же полиплоиды, отграниченные от своих анцестральных форм барьером нескрещиваемости, часто не отличаются от них по вышеупомянутым показателям (Лазаренко, 1967; Smith, 1978). Согласно Лазаренко, это можно объяснить тем, что при образовании полиплоидных рас действие отбора направлено на уподобление их фенотипов анцестральным, как наиболее приспособленным к данным условиям произрастания. Трудно себе представить, однако, что образование морфологически неразличимых полиплоидных рас не сопровождалось бы их генетической дивергенцией, тем более если учесть, что полиплоидное состояние сказывается на мутационной и рекомбинационной изменчивости. У *Pottia lanceolata* (Hedw.) C. Müll. (Рипецкий и др., 1983), *Tortula subulata* Hedw. и *Amblystegium serpens* (Hedw.) Bryol. eur. (Баїк та ін., 1989, 1990) физиологические проявления такой генетической дифференциации удается обнаружить экспериментально. В унифицированных условиях культуры полиплоидные цитотипы упомянутых видов росли не медленнее своих исходных форм, как это свойственно экспериментальным полиплоидам, а, наоборот, быстрее. На электрофореграммах кислых растворимых белков и зимограммах 3 ферментов анализируемых рас констатированы преимущественно количественные различия, что дает основания связывать происхождение цитотипов с наследственным закреплением изменений в регуляции активности соответствующих генов. В настоящее время таким изменениям придается все большее эволюционное значение (Майр, 1974; Айала, 1984; Дубинин, 1986).

Наблюдения над печеночником *Conocephalum conicum* (L.) Dum. (Szweykowski, 1984; Odrzykoski, 1987) свидетельствуют о том, что генетические изменения, затрагивающие интенсивность роста, могут вовлекаться в микроэволюционный процесс образования медленно и быстро растущих рас одинакового уровня плоидности. Теряя способность скрещиваться между собой, такие расы фактически приобретают статус видов-близнецов.

В литературе весьма широко распространено мнение о селективной нейтральности энзиматических вариантов, используемых для оценки внутривидовой генетической изменчивости (Малецкий, Полякова, 1977). У *Atrichum angustatum* (Cummis, Wyatt, 1981), а также у *Pottia intermedia* (Рипецкий, Кит, 1988) действительно не удалось констатировать определенной зависимости между уровнем изозимной изменчивости и условиями произрастания. В распространении генов, ответственных за тот или иной ферментный фенотип в популяциях вышеупомянутых видов, важную роль играют, по-видимому, случайные процессы. Обнаруженные, однако, у некоторых печеночников (Krzakowa, 1977; Szweykowski, 1984), а также у покрытосеменных растений географические расы с различной частотой встречаемости ферментных фенотипов свидетельствуют о том, что энзиматические варианты могут быть генетически сцепленными с признаками, полезными для вида. R. Daniels (1985a), например, на основании анализа финляндских и британских популяций *Sphagnum recurvum* (Russ.) Warnst. предполагает, что повышенным уровнем изозимной изменчивости обладают популяции, произрастающие в особо нестабильных, часто меняющихся условиях. Популяции *Plagiomnium ciliare* (C. Müll.) Kop. в горных лесах северо-восточных регионов США, не подвергающихся антропогенному воздействию, обладают гораздо большей генетической изменчивостью по сравнению с популяциями, населяющими леса, пришедшие на смену первичным. Это, по-видимому, вызвано значительным сужением ареалов популяций мха в результате уничтожения лесов (Wyatt et al., 1987).

Генотипическая изменчивость природных популяций электрофоретически оценена лишь у немногих мохообразных. Однако даже ограниченное количество данных позволяет утверждать, что у мхов, как и у других высших растений (Wöhrmann, Tomiuk, 1981), не прослеживается прямой зависимости уровня изозимного полиморфизма от дифференциации вида на отдельные расы, различающиеся между собой генетически и биохимически. Характерно, что адаптация мхов к загрязненным тяжелыми металлами местообитаниям может происходить как путем отбора устойчивых форм, имеющихся в популяциях вида, так и без селектогенеза, а лишь благодаря широкому варьированию чувствительности к загрязнениям в пределах генотипической нормы реакции отдельных видов (Shaw et al., 1989). Wyatt с соавт. (Wyatt, 1985; Wyatt et al., 1987, 1989) выделяют 2 контрастирующие между собой модели популяционной структуры мохообразных: 1) модель *Conocephalum conicum,* характеризующуюся наличием рас, четко различающихся между собой генетически и биохимически; внутри таких рас изозимный полиморфизм выражен слабо, и высокая степень генетического сходства наблюдается даже между географически разобщенными популяциями данной расы; 2) модель *Plagiomnium ciliare,* отличающуюся высоким уровнем как внутри-, так и межпопуляционной генетической изменчивости. Обе модели представляют собой, по-видимому, конечные точки единой непрерывности. Предстоит еще выяснить отношение этих моделей генотипической изменчивости к специализации и биологии видов.

При рассмотрении вопроса о значении внутривидовой наследственной изменчивости мхов представляется целесообразным исходить из концепции Э. Майра (1974), согласно которой генетическая изменчивость, являющаяся потенциальным сырьем эволюционных изменений, составляет одновременно генный комплекс вида как уникальной биологической системы, стремящейся к установлению максимальной степени интеграции, ко все большему совершенствованию гомеостаза развития и генетического гомеостаза. В своей основе эпигенотип вида (его система канализаций развития и обратных связей) часто столь хорошо интегрирован, что с замечательным упорством противостоит изменению и может сохраняться даже в течение длительного периода полной изоляции. Известно (Stebbins, 1958), например, что американские и азиатские платаны в эксперименте дают плодовитые гибриды с нормальным протеканием мейоза, несмотря на миллионы лет раздельного существования. В процессе эволюции, как подчеркивает Майр (1974), не так сложно запастись генетической изменчивостью, как избежать ограничений, налагаемых хорошо сбалансированным генотипом. Поскольку новые признаки появляются не в результате мутаций, а в результате перестройки генотипа, для разрушения превосходно забуференного генотипа может потребоваться «генетическая революция». При этом имеется много данных, свидетельствующих о том, что часто генофонд, характеризующийся большой генетической изменчивостью и наличием хорошо забуференной эпигенетической системы, обладает большой приспособленностью, а не высоким эволюционным потенциалом. В литературе (Cummis, Wyatt, 1981; Leibenguth, 1985) приводятся данные о высокой степени генетической полиморфности реликтовых растений и животных, эволюционный потенциал которых заведомо невысок. Судя по обширным, часто дизъюнктивным ареалам и наличию множества реликтовых форм у многих мхов, запас генетической изменчивости у них служит, по-видимому, не столько эволюционным потенциалом вида, сколько запасом его пластичности и эволюционной инерции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И., Абрамова А. Л. Цикл развития моховидных // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 50—52. — *Айала Ф.* Введение в популяционную и эволюционную генетику. М.: Мир, 1984. 230 с. — *Баїк О. Л., Данилків І. С., Ріпецький Р. Т.* Морфологічна і біохімічна оцінка генетичної диференціації хромосомних рас *Tortula subulata* Hedw. // Укр. бот. журн. 1989. Т. 46. № 1. С. 59—64. — *Баїк О. Л., Ріпецький Р. Т., Данилків І. С.* Морфофізіологічний аналіз хромосомних рас та апоспоричних поліплоїдів моху *Amblystegium serpens* (Hedw.) B. S. G. // Укр. бот. журн. 1990. Т. 47. № 1. С. 52—57. — *Бардунов Л. В.* Листостебельные мхи Алтая и Саян. Новосибирск: Наука, 1974. 167 с. — *Бардунов Л. В.* Древнейшие на суше. Новосибирск: Наука, 1984. 158 с. — *Гершензон С. М.* Микроэволюция, полиморфизм и доминантные мутации // Природа. 1985. № 4. С. 80—89. — *Грант В.* Проблема генетического потока в географическом масштабе // Журн. общ. биол. 1985. Т. 46. № 1. С. 20—31. — *Дубинин Н. П.* Молекулярные механизмы видообразования // Усп. совр. биол. 1986. Т. 102. Вып. 2 (5). С. 163—178. — *Кардаш О. Р., Хоркавців Я. Д., Демків Л. О.* Ріст і морфогенез *Weissia tortilis* (Schwaegr.) C. Müll. з різних місцезростань // Укр. бот. журн. 1988. Т. 45. № 2. С. 17—21. — *Лазаренко А. С.* Особенности работы перистомного аппарата у *Timmia bavarica* Hessl. // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 10. С. 1495—1498. — *Лазаренко А. С.* Активная роль перистома в распространении спор у лиственных мхов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1957. Т. 62. Вып. 3. С. 51—63. — *Лазаренко А. С.* Явление амфоморфизма у мхов // ДАН СССР. 1965. Т. 162. № 4. С. 962—964. — *Лазаренко А. С.* Полиплоидия в эволюции лиственных мхов // Цитол. и генет. 1967. Т. 1. № 2. С. 15—26. — *Лазаренко А. С.* Експериментальна апогамія у листяних мохів у зв″язку з еволюцією групи // Шляхи експериментального дослідження морфогенезу вищих рослин. Київ: Наукова думка, 1972. С. 6—16. — *Лазаренко А. С.* Актуальные вопросы структуры вида у мхов // Тез. докл. V Делегатск. съезда ВБО. Киев: Наукова думка, 1973. С. 170—173. — *Лазаренко А. С., Лесняк Е. Н.* Сравнительное исследование видов-двойников мхов *Desmatodon cernuus* — *D. ucrainicus* // Журн. общ. биол. 1972. Т. 33. № 6. С. 657—667. — *Лазаренко А. С., Высоцкая Е. Н., Лесняк Е. Н.* Атлас хромосом лиственных мхов СССР. Киев: Наукова думка, 1971. 142 с. — *Майр Э.* Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с. — *Малецкий С. И., Полякова Е. В.* Генетика изоферментов растений // Генетика изоферментов. М.: Наука, 1977. С. 250—275. — *Нейбург М. Ф.* Открытие листостебельных мхов в пермских отложениях // ДАН СССР. 1956. Т. 107. № 2. С. 321—324. — *Рипецкий Р. Т.* Апогамия у *Pottia intermedia* из изолированных протопластов // Цитол. и генет. 1979. Т. 13. № 5. С. 347—350. — *Рипецкий Р. Т.* Экспериментальный апомиксис у мхов и проблема устойчивости детерминированного и дифференцированного состояний // Онтогенез. 1985. Т. 16. № 3. С. 229—241. — *Рипецкий Р. Т., Кит Н. А.* Особенности жизненного цикла мхов и представление о замедленных темпах их эволюции // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Тез. докл. VIII Делегатск. съезда ВБО. Алма-Ата: Наука, 1988. С. 107—108. — *Рипецкий Р. Т., Данилкив И. С., Лесняк Е. Н.* О генетической дивергенции морфологически неразличимых цитотипов мха *Pottia lanceolata* // Цитол. и генет. 1983. Т. 17. № 6. С. 49—55. — *Савич-Любицкая Л. И., Абрамов И. И.* Геологическая летопись мохообразных // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 10. С. 1409—1417. — *Тахтаджян А. Л.* Происхождение высших растений // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 8—9. — *Хоркавців Я. Д., Кардаш О. Р., Баїк О. Л.* Електрофоретична специфічність розчинних білків та ферментів на різних етапах онтогенезу *Funaria hygrometrica* Hedw. // Укр. бот. журн. 1987. Т. 43. № 3. С. 16—19. — *Allard R. W.* The mating system and microevolution // Genetics. 1975. Vol. 79. Suppl. P. 115— 126. — *Anderson L. E.* Modern species concepts: mosses // The Bryologist. 1963. Vol. 66. N 3. P. 107—119. — *Bell P. R.* The archegoniate revolution // Sci. Progr. Oxford. 1970. Vol. 58. N 27. P. 27—45. — *Briggs D.* Heavy metal tolerance in bryophytes. Proc. British Bryolog. // Journ. of bryology. 1972. Vol. 7. N 1. P. 149. — *Clarke G. C. S., Greene S. W.* Reproductive performance of two species of *Pohlia* at widely separated stations // Trans. Brit. Bryol. Soc. 1970. Vol. 6. N 1. P. 114—128. — *Clarke G. C. S., Greene S. W.* Reproductive performance of two species of *Pohlia* from temperate and sub-Antarctic stations under controlled environmental conditions // Trans. Brit. Bryol. Soc. 1971. Vol. 6. N 2. P. 278—295. — *Courtice G. R. M., Ashton N. W., Cove D. J.* Evidence for the restricted passage of metabolites into the sporophyte of the moss *Physcomitrella patens* (Hedw.) Br. // Journ. of bryology. 1978. Vol. 10. N 2. P. 191—198. — *Cove D. J.* Genetics of *Bryophyta* // New manual of bryology. Nichinan; Miyazaki; Japan: The Hattori Bot. Labor., 1983. Vol. 1. P. 276—324. — *Crum H.* The geographic origins of the mosses of North America's eastern deciduous forest // Journ. Hattori Bot. Labor. 1972. N 35. P. 269—298. — *Cummins H., Wyatt R.* Genetic variability in natural populations of the moss *Atrichum angustatum* // The Bryologist. 1981. Vol. 84. N 1. P. 30—38. — *Daniels R. E.* Isozyme variation in British populations of *Sphagnum pulchrum* (Braithw.) Warmst. // Journ. of bryology. 1982. Vol. 12. N 1. P. 65—76. — *Daniels R. E:* Isozyme variation in populations of *Sphagnum recurvum* var. *mucronatum* from Britain and Finland // J. Bryol. 1985a. Vol. 13. N 4. P. 563—570. — *Daniels R. E.* Isozyme variation in Finnish and British populations of *Sphagnum compactum* // Ann. Bot. Fennici. 1985b. Vol. 22. N 4. P. 275—279. — *During H. J., Tooren B. F. van.* Recent development in bryophyte population ecology // Trends in ecology and evolution. 1987. Vol. 2. N 4. P. 89—93. — *Gemmell A. R.* Studies on the *Bryophyta*. I. The influence of sexual mechanism in varietal production and distribution of British musci // New Phytologist. 1950. Vol. 49. N 1. P. 64—71. — *Jovet-Ast S. Bryophyta* // Boureaut. Traite de paleobotanique. 2. Paris: Masson et Cie, 1967. P. 17—186. — *Hofmeister W.* Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Coniferen. Leipzig, 1851. 179 S. — *Krzakowa M.* Isozymes as markers of inter- and intraspecific differentiation in Hepatics // Bryophytorum bibliotheca. 1977. Vol. 13. P. 427—434. — *Krzakowa M., Szweykowski J.* Isozyme polymorphism in natural populations of a liverwort *Plagiochila asplenioides* // Genetics. 1979. Vol. 93. N 3. P. 711—719. — *Leibenguth F.* Enzyme polymorphism in the phylogenetic relics cycas rumphii and *Dracaena draco* // Biochem. und Physiol. Pflanz. 1985. Vol. 180. N 6. P. 465—471. — *Lewis K., Smith A. J. E.* Studies on some bulbiliferous species of *Pohlia* section *Pohliella*. I. Experimental investigations // J. Bryol. 1977. Vol. 9. N 4. P. 539—556. — *Longton R. E.* Genecological differentiation in bryophytes // Journ. Hattori Bot. Labor. 1974. N 38. P. 49—65. — *Longton R. E.* Reproductive biology and evolutionary potential in bryophytes // Journ. Hattori Bot. Labor. 1976. N 41. P. 205—223. — *Longton R. E., Schuster R. M.* Reproductive biology // New manual of bryology. Nichinan; Miyazaki; Japan: The Hattori Bot. Labor., 1983. Vol. 1. P. 386—462. — *Miles C. J., Longton R. E.* Life history of the moss *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv. // Proc. IAB Conf. Bryoecol. Budapest—Vacratot, 5—10 Aug. 1985. Pt A. Budapest, 1987. P. 193—207. — *Odrzykoski J. Y.* Genetic evidence for reproductive isolation between two european «forms» of *Conocephalum conicum* // Proc. IAB Conf. Bryoecol. Budapest—Vacratot, 5—10 Aug. 1985. Pt A. Budapest, 1987. P. 577—585. — *Proctor V. W.* The genus *Riella* in North and South America: distribution, culture and reproductive isolation // The Bryologist. 1972. Vol. 75. N 3. P. 281—289. — *Prus-Glowacki W., Zieliński R.* Serological estimation of the level of cross-fertilization in the monoecious liverwort *Pellia epiphylla* n=9 // Acta Soc. Bot. Pol. 1987. Vol. 56. N 3. P. 391—398. —

Rohte C. Unterschiede im Enzymmuster von Protonema, Moospflanzchen, Sporogon und Kallus der Laubmooskreuzung *Funaria hygrometrica*×*Physcomitrium piriforme* // Beitr. Biol. Pflanz. 1972. Bd 48. H. 3. S. 433—444. — *Sarosiek J., Wozakowska-Natkaniec H.* The effect of low-level acute gamma radiation on the growth of *Marchantia polymorpha* L. originating from various ecological populations // Acta Soc. Bot. Pol. 1968. Vol. 37. N 3. P. 413—426. — *Shaw J.* Genetic variation for tolerance to copper and zinc within and among populations of the moss *Funaria hygrometrica* Hedw. // New Phytol. 1988. Vol. 109. N 2. P. 211—222. — *Shaw J., Meagher T. R., Harley P.* Electrophoretic evidence of reproductive isolation between two varieties of moss *Climacium americanum* // Heredity. 1987. Vol. 59. N 3. P. 337—343. — *Shaw J., Beer S. C., Lutz J.* Potential for the evolution of heavy metal tolerance in *Bryum argenteum*, a moss. I. Variation within and among populations // The Bryologist. 1989. Vol. 92. N 1. P. 81—94. — *Smith A. J. E.* Cytogenetics, biosystematics and evolution in the bryophyta // Adv. Bot. Res. 1978. Vol. 6. P. 195—276. — *Snider J. A.* Sporophyte development in the genus *Archidium* (Musci) // Journ. Hattori Bot. Labor. 1975. N 39. P. 85—104. — *Stebbins G. L.* Zmienność i ewolucja roślin. Warszawa: Państwowe wydawnictwo naukowe, 1958. 470 S. — *Steere W. C.* Bryophytes // Botanical review. 1954. Vol. 20. N 6-7. P. 425—450. — *Szweykowski J.* Species problems and taxonomic methods in Bryophytes // New manual of Bryology. Nichinan; Miyazaki; Japan: The Hattori Bot. Labor., 1984. Vol. 2. P. 1130—1171. — *Vries A. de, Zanten B. O. van, Dijk H. van.* Genetic variability within and between populations of two species of *Racopilum* (*Racopilaceae, Bryopsida*) // Lindbergia. 1983. Vol. 9. N 1-2. P. 73—80. — *Watson E. V.* The structure and life of Bryophytes. London: Hutchinson univ. library, 1964. 192 p. — *Wetz S., Heyn Ch. C.* Intraspecific differentiation within the cosmopolitan moss species *Funaria hygrometrica* Hedw. // The Bryologist. 1981. Vol. 84. N 3. P. 315—334. — *Wöhrmann K., Tomiuk J.* VI. Population genetics // Progress in botany. 1981. Vol. 43. P. 174—187. — *Wyatt R.* Species concept in Bryophytes: input from population Biology // The Bryologist. 1985. Vol. 88. N 3. P. 182—189. — *Wyatt R., Odrzykoski I. J., Stoneburner A.* High levels of genetic variability in the haploid moss *Plagiomnium ciliare* // Evolution. 1989. Vol. 43. N 5. P. 1085—1096. — *Wyatt R., Odrzykoski I. J., Stoneburner A.* Electrophoretically detectable genetic variation in *Plagiomnium ciliare*: a preliminary report // Symp. Biolog. Hungarica. 1987. Vol. 35. P. 589—602. — *Zieliński R.* Interpretation of electrophoretic patterns in population genetics of bryophytes // Lindbergia. 1987. Vol. 12. N 2-3. P. 87—96.

Львовское отделение Института ботаники
им. Н. Г. Холодного АН Украины

Получено 24 IV 1989

SUMMARY

Judging from the results of experimental studies, in particular those using the electrophoresis of proteins, the level of intraspecific genetic variability of mosses is higher than traditionally predicted on the grounds of dominance of haplophase in their life cycle. The observation of monosporic laboratory cultures indicates that outbreeding is probably also highly widespread among monoecious mosses. A possibility that mutations, which practically don't affect the development of the gametophyte but do affect the sporophyte development, may fall through a haplophase is discussed. The origin of morphologically indistinguishable geographical and chromosome races is regarded as the phenomenon of genetic divergence that is not correlated with morphological one. According to Mayr's (1974) species concept, intraspecific genetic variability of mosses, which maitain morphological uniformity throughout their vast and disjunctive areas, apparently secures the homeostasis of a species, its plasticity and evolutionary inertia rather than evolutionary potential.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.331.2 : 582.998
© 1992

К. Н. Тодерич

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *HELIANTHUS* (*ASTERACEAE*)

K. N. TODERICH. POLLEN MORPHOLOGY IN SOME SPECIES OF THE GENUS *HELIANTHUS* (*ASTERACEAE*)

Впервые проведен морфологический анализ пыльцы у 1 культурного (*Helianthus annuus*) и 6 дикорастущих (*H. rigidus, H. petiolaris, H. occidentalis, H. debilis, H. scaberrimus, H. mollis*) видов подсолнечника. Установлено, что по основным палинологическим признакам исследованные виды однотипны: пыльцевые зерна 3-бороздно-поровые, сферические, эллипсоидальные, в очертании округлые либо продолговато-округлые, с толстой шиповатой скульптурой экзины, характерными перфорациями у основания и на теле шипа. Видовые различия отмечены по количеству и расположению перфораций, форме, количеству и размеру шипов, плотности их расположения на поверхности экзины, а также по размерам пыльцевых зерен. По количеству и расположению перфораций выделены 2 палинологические группы. По совокупности признаков (антэкологических, эмбриологических и палинологических) подтверждается самостоятельность вида *H. scaberrimus* (A. Gray) Wats., что соответствует результатам проведенных ранее кариологических исследований И. Георгиевой-Тодоровой и Н. Илиевой (1977).

Обширный и полиморфный род *Helianthus* L. к настоящему времени систематически мало изучен.

Литературные сведения о морфологии пыльцевых зерен у видов рода *Helianthus* очень незначительны (Erdtman, 1966; Куприянова, Алешина, 1972; Horner, Pearson, 1978). Из всего рода палинологически изучен только один вид — *H. annuus* L. Согласно описанию авторов, пыльцевые зерна у *H. annuus* 3-бороздно-поровые, сферические или слегка эллипсоидальные, в очертании округлые или продолговато-округлые. Экзина толстая, с крупной шиповатой скульптурой и многочисленными перфорациями у основания шипов.

По ультраструктуре экзины (Куприянова, Алешина, 1972; Horner, Pearson, 1978) пыльцевые зерна у видов рода *Helianthus* относятся к I группе, типу Eupatorium. Пыльцевые зерна этого типа характеризуются толстым подстилающим слоем и неразветвленными палочковидными колумеллами.

Для правильного понимания родственных связей *H. annuus* с его дикорастущими сородичами необходимо тщательное сравнительно-морфологическое, в том числе и палинологическое исследование всех видов этого рода. Так как строение пыльцы у дикорастущих видов рода *Helianthus* не изучено, нами с помощью светового и сканирующего электронного микроскопов проведено сравнительное исследование видов подсолнечника.

Материал и методика

Объектом исследования послужили следующие виды рода *Helianthus*: масличный культурный вид *H. annuus* L. (сорт ВНИИМК 1646) и дикорастущие виды *H. rigidus* (Cass.) Desv., *H. petiolaris* Nutt., *H. occidentalis* Ridell., *H. scaberrimus* (A. Gray.) Wats., *H. debilis* Nutt., *H. mollis* Lam.

Пыльцу всех видов собирали на делянках в Научно-исследовательском институте масличных культур.

Морфология пыльцевых зерен вышеперечисленных видов изучена методами световой (МБИ-3 и «Ergaval») и сканирующей электронной (JSN-35с) микроскопии. Для исследования в световом микроскопе МБИ-3 и «Ergaval» пыльцевые зерна предварительно подвергали ацетолизной обработке (Erdtman, 1966). На сканирующем электронном микроскопе JSN-35с изучали необработанную пыльцу.

Результаты и обсуждение

Пыльцевые зерна у исследованных видов рода *Helianthus* 3-бороздно-поровые, сферические или эллипсоидальные, в очертании округлые либо продолговато-округлые, со слабопогруженными порами, средних размеров (25.6—36.3 мкм). Экзина толстая, с крупношиповатой скульптурой и перфорациями либо у основания, либо на теле шипа.

Далее приводим детальное описание строения пыльцевых зерен представителей каждого вида рода *Helianthus*.

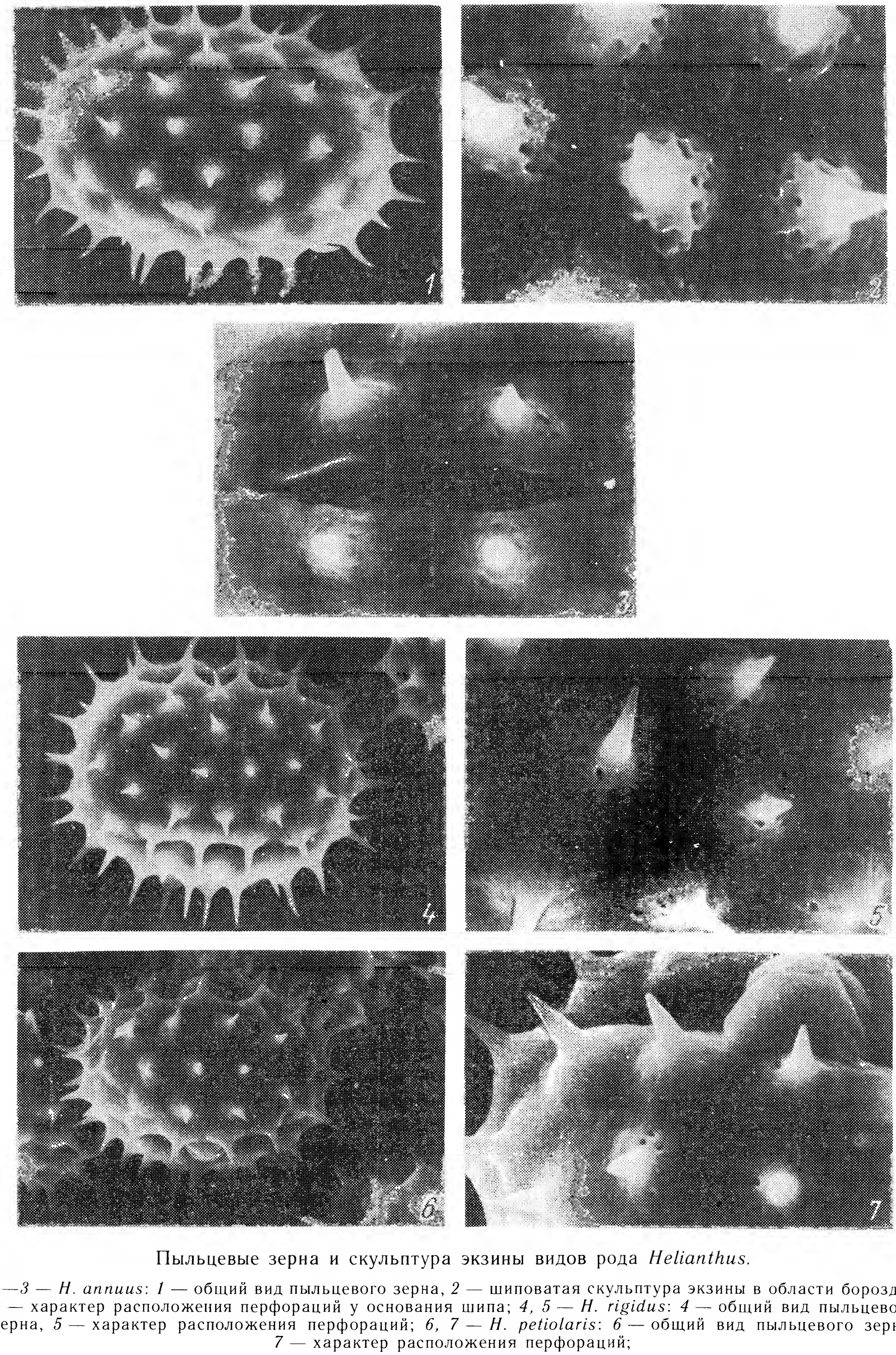
H. annuus (см. рисунок, *1—3*). Пыльцевые зерна сферические или эллипсоидальные, в очертании округлые или продолговато-округлые; полярная ось 26.4—30.1 мкм дл., экваториальный диам. 38.7—41.6 мкм. Борозды узкие, края борозд обычно сомкнуты, с неровным очертанием. Шипы от основания до верхушки 2.0—2.5 мкм дл., ширококонические, прямые, с острой верхушкой. Основание слегка поднятое, с многочисленными перфорациями, которые образуют две, реже три концентрические окружности. Общее число шипов по краю пыльцевого зерна варьирует от 20 до 22. Расстояние между основаниями соседних шипов 3.0—3.6 мкм. Поверхность экзины между шипами сглаженно-мелкобугорчатая.

H. rigidus (рис. рисунок, *4, 5*). Пыльцевые зерна эллипсоидальные, в очертании продолговато-округлые; полярная ось 26.1—27.8 мкм дл., экваториальный диам. 33.4—35.1 мкм. Шипы прямые, 1.8—2.0 мкм дл., с острой верхушкой и плоским основанием. Расстояние между шипами (1.9—2.3 мкм) меньше, чем у *H. annuus*, следовательно, их количество больше (18—24). Перфорации у основания шипа многочисленные, неупорядоченные, их расположение по концентрическим окружностям выражено в меньшей степени, чем у *H. annuus*. Поверхность экзины между шипами бугорчатая, шероховатая.

H. petiolaris (см. рисунок, *6, 7*). Пыльцевые зерна эллипсоидальные, в очертании округло-продолговатые; полярная ось 25.9—26.1 мкм дл., экваториальный диам. 28.9—30.3 мкм. Шипы 1.7—1.8 мкм дл., немногочисленные, узкие, прямые, с острой верхушкой. Расстояние между основаниями соседних шипов 2.1—2.5 мкм. Перфорации округлые, единичные либо образующие одну окружность у основания шипа. Количество шипов по окружности пыльцевого зерна (18—21) немного меньше, чем у *H. annuus*. Поверхность экзины мелкобугорчатая.

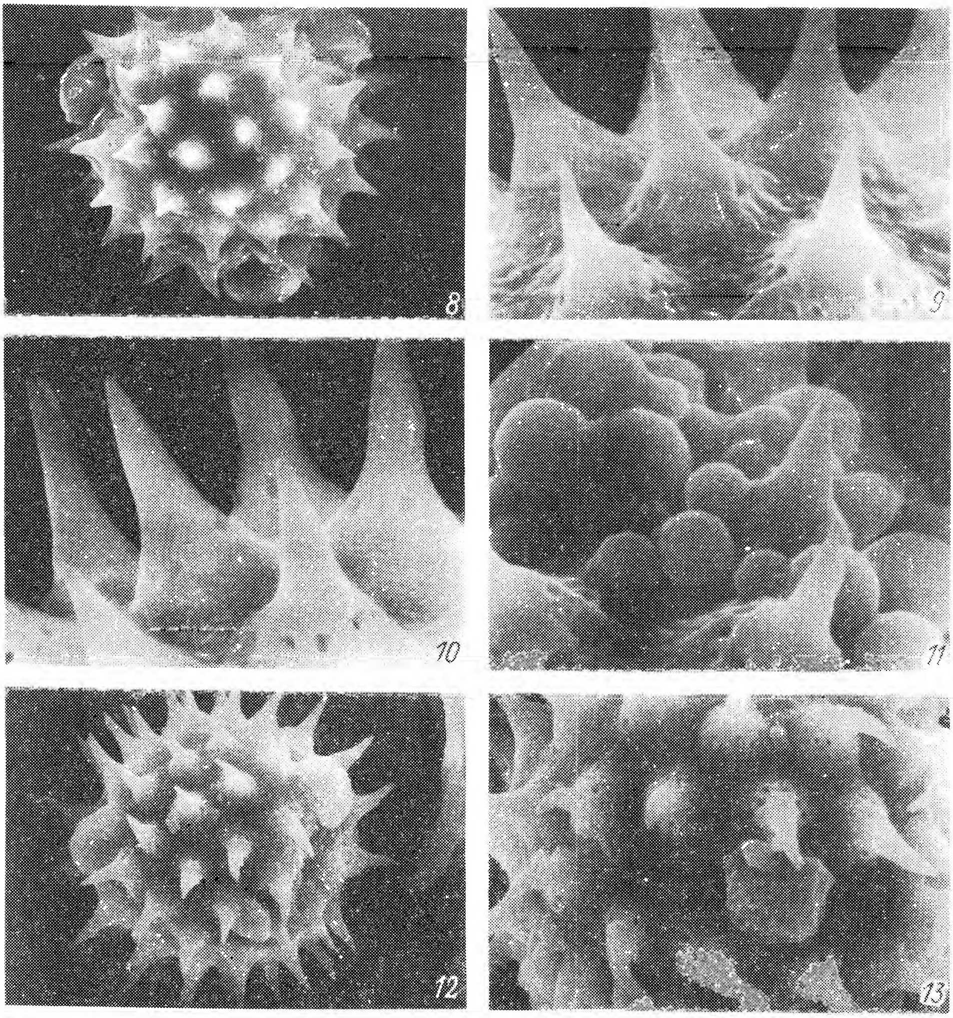
H. occidentalis (см. рисунок, *8, 9*). Пыльцевые зерна слегка эллипсоидальные; полярная ось 26.0—27.2 мкм дл., экваториальный диам. 30.4—31.5 мкм. Шипы длинные (1.9—2.1 мкм), ширококонические, с острым либо притупленным концом, расстояние между 2 соседними шипами 1.6—2.3 мкм. Общее число шипов 15—20. Перфорации немногочисленные, по их расположению *H. occidentalis* сходен с *H. petiolaris*, однако в отличие от всех описанных видов у *H. occidentalis* перфорации расположены как у основания, так и на теле шипа. Поверхность экзины бугорчатая, шероховатая.

H. debilis (см. рисунок, *10*). Пыльцевые зерна продолговато-округлые; полярная ось 25.3—26.0 мкм дл., экваториальный диам. 27.8—32.1 мкм. Шипы



Пыльцевые зерна и скульптура экзины видов рода *Helianthus*.

1—3 — *H. annuus*: *1* — общий вид пыльцевого зерна, *2* — шиповатая скульптура экзины в области борозды, *3* — характер расположения перфораций у основания шипа; *4, 5* — *H. rigidus*: *4* — общий вид пыльцевого зерна, *5* — характер расположения перфораций; *6, 7* — *H. petiolaris*: *6* — общий вид пыльцевого зерна, *7* — характер расположения перфораций;



Продолжение рисунка.

8, 9 — *H. occidentalis*: *8* — общий вид пыльцевого зерна, *9* — характер расположения перфораций; *10* — *H. debilis*, участок экзины; *11* — *H. mollis*, характер расположения перфораций и орбикулоподобных сферических включений на поверхности экзины; *12, 13* — *H. scaberrimus*: *12* — общий вид пыльцевого зерна, *13* — характер расположения перфораций и включений на поверхности экзины.

длиннее (2.3—4.5 мкм), чем у остальных видов, узкие, с округлой верхушкой, основание шипов в отличие от шипов всех описанных видов более широкое. Расстояние между шипами 2.0—2.3 мкм. Общее число шипов 15—21. Перфорации немногочисленные, расположение их сходно с таковым у *H. occidentalis*. Однако у *H. debilis* более выражено распространение перфораций на теле шипа, у основания шипа они почти не встречаются. Поверхность экзины шероховатая, слегка бугорчатая.

H. mollis (см. рисунок, *11*). Пыльцевые зерна сферические, в очертании округлые, реже продолговато-округлые; полярная ось 26.1—28.9 мкм дл., экваториальный диам. 30.4—36.7 мкм. Шипы длинные (2.0—2.3 мкм), шире по окружности, чем у рассмотренных видов, с острой либо слегка согнутой верхушкой; встречаются шипы короткие, с тупым концом. Расстояние между шипами 1.8—2.3 мкм. Количество шипов варьирует от 18 до 21. По количеству перфораций пыльцевые зерна этого вида сходны с таковыми у *H. annuus*, а по расположению — ближе к пыльцевым зернам у *H. rigidus*. Поверхность экзины бугристая.

Пыльцевые зерна *H. mollis* характеризуются очень необычным для пыльцевых зерен семейства сложноцветных присутствием сферических орбикулоподобных тел, вероятно, тапетального происхождения, расположенных беспорядочно между шипами. Их количество у разных пыльцевых зерен *H. mollis* различно.

H. scaberrimus (см. рисунок, *12, 13*). Пыльцевые зерна сферические, в очертании округлые, реже продолговато-округлые; полярная ось 22.1—24.6 мкм дл., экваториальный диам. 28.2—30.1 мкм. Шипы 1.4—1.9 мкм дл., очень разнообразны по форме и размеру, основание шипов плоское. Расстояние между 2 соседними шипами 0.9—1.8 мкм. На поверхности тела шипов пыльцы у *H. scaberrimus* в отличие от шипов пыльцы у остальных исследованных видов имеются выросты неопределенной природы. Одни шипы согнуты у верхушек либо слегка наклонены параллельно поверхности экзины, а другие имеют острую либо слегка округленную верхушку. Общее число нормально развитых шипов 9—15. По количеству перфораций у основания шипов пыльцевые зерна у *H. scaberrimus* занимают промежуточное положение между таковыми у *H. rigidus* и *H. petiolaris*. Обычно перфорации образуют две концентрические окружности. Скульптура экзины неровная, бугорчатая, в некоторых местах образованы впадины. На поверхности экзины, как и у *H. mollis*, обнаружены орбикулоподобные включения, однако у *H. scaberrimus* (в отличие от четко округлых однотипных включений на поверхности пыльцы у *H. mollis*) они имеют причудливую, неправильную форму, мельче по размеру и сконцентрированы в основном вокруг основания шипов.

Таким образом, сравнительный морфолого-палинологический анализ культурного и дикорастущих видов подсолнечника позволил выявить некоторые особенности строения пыльцевых зерен у представителей рода *Helianthus* (см. рисунок). По основным палинологическим признакам изученные нами виды однотипны: пыльцевые зерна 3-бороздно-поровые, сферические, эллипсоидальные, в очертании округлые либо продолговато-округлые, с толстой шиповатой экзиной и характерными перфорациями у основания шипов (см. таблицу). Это подтверждается результатами исследований пыльцы культурного вида подсолнечника *H. annuus*, проведенных Erdtman (1966).

Видовые различия проявляются в количестве и расположении перфораций, форме, числе и размере шипов, плотности их расположения на поверхности экзины, а также в размере пыльцевых зерен. Так, по числу и расположению перфораций нами выделены 2 палиноморфологические группы: I — пыльцевые зерна с перфорациями только у основания шипа; II — пыльцевые зерна с перфорациями у основания и на теле шипа.

В пределах I группы имеются виды с многочисленными (*H. annuus, H. rigidus, H. mollis*), с немногочисленными (*H. scaberrimus, H. petiolaris*) либо единичными (*H. debilis*) перфорациями. Перфорации у основания шипов могут образовывать одну (*H. petiolaris*), две (*H. scaberrimus*) либо три (*H. annuus*) концентрические окружности. У *H. rigidus* перфорации у основания шипа расположены беспорядочно.

Видоспецифичными являются количество шипов по краю пыльцевого зерна (значительно больше у *H. rigidus* и *H. annuus*, меньше у *H. scaberrimus*); плотность расположения их на единицу площади; размер отдельного шипа (наиболее крупные у *H. debilis*, 4.5 мкм дл.; меньшие по размеру, 1.4 мкм, у *H. scaberrimus*). По форме шипа различаются виды с плоским, расширенным, приподнятым основанием, с острой (*H. annuus, H. occidentalis, H. rigidus*

Морфологическая характеристика пыльцевых зерен у некоторых видов рода *Helianthus*

Исследуемые виды	Размер пыльцевого зерна, мкм		Форма шипа		Длина шипа, мкм	Плотность распределения шипов на поверхности экзины, шт		Характер распределения перфораций
	длина полярной оси	экваториальный диаметр	основание	верхушка		общее количество шипов по краю пыльцевого зерна	число шипов на 16.4 мкм^2	
H. annuus	26.4—30.1	38.7—41.6	Ширококоническое, приподнятое	Острая	2.0—2.5	20—22	8	Многочисленные, образуют две, реже три концентрические окружности
H. rigidus	26.1—27.8	33.4—35.1	Плоское	То же	1.8—2.1	20—24	10	Многочисленные, располагаются беспорядочно
H. petiolaris	25.9—26.1	28.9—30.3	Коническое	Острая, реже притупленная	1.7—1.8	18—21	9	Единичные, образуют одну концентрическую окружность у основания шипа
H. occidentalis	26.0—27.2	30.4—31.5	Ширококоническое, слегка приподнятое	Притупленная	1.9—2.1	15—20	8	Немногочисленные, наблюдается расположение перфораций на теле шипа
H. debilis	25.3—26.0	27.8—32.1	Расширенное	Округлая	2.3—4.5	15—21	8	Немногочисленные, у основания единичные, на теле шипа их больше
H. mollis	26.1—28.9	30.4—36.7	Ширококоническое	Острая, иногда согнутая	2.0—2.3	18—21	7	Многочисленные, образуют три концентрические окружности; отмечено наличие орбикулоподобных включений сферической формы
H. scaberrimus	22.1—24.6	28.2—30.1	Плоское	Разнообразная, чаще острая	1.4—1.9	9—15	7	Немногочисленные, образуют две концентрические окружности; отмечено наличие орбикулоподобных включений неопределенной формы

и в меньшей степени *H. mollis*), притупленной (*H. petiolaris*) либо округлой (*H. mollis*) верхушкой. У *H. scaberrimus* шипы мелкие, с дополнительными выростами по краю, отчего очертания некоторых шипов слегка извилистые. В том случае, когда дополнительный вырост расположен в верхней части шипа, его верхушка выглядит раздвоенной.

Формирование подобной аномальной структуры экзины (наличие орбикулоподобных включений и различные формы шипов у *H. scaberrimus* и *H. mollis*) наводит на мысль о том, что эти структуры появились вследствие нарушения нормального хода развития мужского гаметофита еще на стадии тетрады, когда, по данным ряда исследователей (Heslop-Harrison, 1966, 1968; Echlin, Godwin, 1968; Willemse, Reznicova, 1980), происходила закладка скульптуры экзины. Полагали, что в этот период в цитоплазме материнских клеток микроспор присутствовали вещества, определившие структуру будущей экзины (Rowley, Flynn, 1966).

Анализ постоянных и временных препаратов зрелого пыльника *H. scaberrimus*, проведенный нами (Тодерич, 1988), показал, что образование фертильной пыльцы значительно нарушено; пыльцевые зерна с дегенерирующим внутренним содержимым меньше по размерам; шипы недоразвиты.

Таким образом, можно предположить, что отмеченные отклонения от нормы в скульптуре экзины (наряду с дегенерацией протоплазмы) произошли в процессе дегенерации пыльцевого зерна и могут служить индикатором его стерильности. В то же время выявленную нами диморфность шипов на поверхности экзины можно отнести к видовым особенностям *H. scaberrimus*.

При сопоставлении данных по морфологии пыльцевых зерен видов *H. rigidus* и *H. scaberrimus* выявлены различия в количестве перфораций у основания шипа (многочисленные у *H. rigidus* и немногочисленные у *H. scaberrimus*) и в их расположении (беспорядочно у *H. rigidus* и в виде двух концентрических окружностей у *H. scaberrimus*). Отмечены различия в форме (эллипсоидальные, в очертании округлые либо продолговато-округлые у *H. rigidus*; сферические, в очертании округлые, реже продолговато-округлые у *H. scaberrimus*) и в размерах пыльцевых зерен (33.2—35.0 мкм у *H. rigidus* и 28.2—30.1 мкм у *H. scaberrimus*); в длине одного шипа (1.8—2.3 мкм у *H. rigidus* и 1.4—1.9 мкм у *H. scaberrimus*); количестве шипов по окружности пыльцевого зерна (18—24 у *H. rigidus* и 9—15 у *H. scaberrimus*).

При цитоэмбриологических исследованиях генеративных структур *H. rigidus* и *H. scaberrimus* выявлены различия в скульптуре и мощности кутикулы эпидермиса пыльника, в особенности дифференциации клеток тапетума, в числе антипод в зрелых зародышевых мешках (у *H. rigidus* 6 антиподальных клеток, а у *H. scaberrimus* — 4). Антэкологические наблюдения позволили выявить следующие различия: ложноязычковые цветки у *H. scaberrimus* занимают один периферический круг, а у *H. rigidus* — два. Трубчатые цветки у *H. rigidus* имеют доли, окрашенные в пурпурный цвет, и жесткие листочки обертки, тогда как у *H. scaberrimus* цветки с долями темно-желтыми, а листочки обертки более мягкие.

Таким образом, результаты эмбриологических и палинологических исследований подтверждают самостоятельность вида *H. scaberrimus* (A. Gray) Wats.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Георгиева-Тодорова И., Илиева Н. Кариологическое изучение *Helianthus scaberrimus* Gray (2n=68) // Цитол. и генет. 1977. Т. 11. № 5. С. 464—466. — *Куприянова Л. А., Алешина Л. А.* Семейство *Asteraceae* — Астровые // Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, 1972. С. 45—48. — *Тодерич К. Н.* Эмбриология подсолнечника (*Helianthus annuus, H. rigidus* и др.): Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Л., 1988. 18 с. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy

Angiosperms. Stockholm, 1966. 539 p. — *Echlin P., Godwin H.* The ultrastructure and ontogeny of pollen in *Helianthus foetidus* L. The development of the tapetum and Ubisch bodies // J. Cell. Sci. 1968. Vol. 3. P. 161—174. — *Heslop-Harrison J.* Cytoplasmic continuities during spore formation in flowering plants // Endeavour. 1966. Vol. 25. P. 65—72. — *Heslop-Harrison J.* An acetolysis-resistant membrane investing tapetum and sporogenous tissue in the anthers of certain *Compositae* // Canad. J. Bot. 1968. Vol. 47. P. 541—562. — *Horner T. L., Pearson C. B.* Pollen wall and aperture development in *Helianthus annuus* L. (*Compositae, Heliantheae*) // Amer. J. Bot. 1978. Vol. 65. N 3. P. 293—309. — *Rowley J. R., Flynn J. J.* Syngle-stage carbon replicas of microspores // Stain Technology. 1966. Vol. 41. P. 287—290. — *Willemse M. T. M., Reznicova S. A.* Formations of pollen in the anther of *Lilium*. 1. Development of pollen wall // Acta Bot. Nither. 1980. Vol. 29. N 213. P. 127—140.

Институт каракулеводства
Самарканд

Получено 24 VII 1990

УДК 581.4 : 581.8 : 582.572.4

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 10

З. Т. Артюшенко

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ В РОДЕ *CRINUM* (*AMARYLLIDACEAE*) И ИХ ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Z. T. ARTYUSHENKO. MORPHOLOGICAL-ANATOMICAL CHARACTERS IN GENUS *CRINUM* (*AMARYLLIDACEAE*) AND THEIR TAXONOMICAL SIGNIFICANCE

Изучены морфология, анатомия и органогенез представителей рода *Crinum*. Выявлены признаки, позволяющие разделить род на 2 секции. Установлены различия в строении эпидермы пластинки листа и чешуи, позволяющие считать их признаками видового ранга. Обсуждается вопрос о происхождении рода *Crinum* L.

Род *Crinum* L. относится к трибе *Amaryllideae* (incl. *Crineae*) сем. *Amaryllidaceae* в понимании А. Л. Тахтаджяна (1987). В роде насчитывалось 130 видов (Traub, 1963), произрастающих в тропических и субтропических областях. Однако в последние десятилетия выяснилось, что число видов около 100 (Willis, 1980).

Впервые род *Crinum* разделил на 2 секции W. Herbert (1821), приняв в качестве основного признака разделения рода на секции положение бутона перед раскрыванием цветка. У видов секции *Patentes* Herb. бутоны поникшие, а у *Semipatentes* Herb. — отклоненные. В каждой секции выделялись более мелкие подразделения, основанные на таких признаках, как форма, размер и положение сегментов, трубки околоцветника, тычинок, форма луковицы, листьѐв и др. (Herbert, 1837). Признак разделения рода, принятый Herbert, оказался необоснованным, равно как и формы луковицы и листа.

J. Baker (1881) предложил свою классификацию рода *Crinum*, разделив его на 3 подрода: subgen. 1. *Stenaster* Baker; subgen. 2. *Platyaster* Baker; subgen. 3. *Codonocrinum* Baker.

Из характеристик подродов Baker (1888) явствует, что различий между первыми 2 подродами практически нет. Кроме того, приводимого Baker комплекса признаков недостаточно для выделения подродов; это подходит, скорее, для выделения секций.

C. Stricland (1891) не принял системы рода *Crinum*, предложенной Baker. Он разделил род *Crinum* на 2 группы видов, не придав им таксономического ранга.

1-я группа включает в себя виды с луковицей, переходящей в колонновидную шейку, с пучком листьев, с прямостоячим или отклоненным звездообразным цветком с прямой трубкой и распростертыми тычинками. В эту группу входят виды, которые Baker включил в подроды *Stenaster* и *Platyaster*. Stricland отметил, что в Азии, Австралии и Океании у видов 1-й группы сегменты более узкие, тогда как у видов из тропической Америки — более широкие; африканские виды из подрода *Stenaster* автор не отметил.

2-я группа включает в себя виды с луковицей, резко отграниченной от шейки; многие виды листопадные, с поникающим, слегка зигоморфным цветком, с изогнутой трубкой околоцветника, с более широкими сегментами, с изогнутыми тычинками, собранными в пучок (группа соответствует подроду *Codonocrinum* Baker). Stricland отнес сюда и несколько видов, имеющих признаки обеих групп по вегетативным частям растения.

Однако эта работа не была замечена, и большинство ботаников, изучающих род *Crinum*, придерживались системы рода, предложенной Baker. Вносились только дополнения в характеристику подродов (Nordal, 1982) и номенклатурные изменения (Traub, 1963).

В 1974 г. появилась статья H. Roessler, в которой снова поднимался вопрос о делении рода. Изучая кринумы юго-западной Африки, Roessler разделил их на 2 группы, руководствуясь положением цветка на цветоносе и формой трубки околоцветника. К 1-й группе, соответствующей по указанным признакам подроду *Stenaster*, он отнес виды со звездчатым цветком и распростертыми тычинками, ко 2-й — виды с колокольчатым цветком, слегка или сильно изогнутой трубкой и собранными в пучок приподнимающимися тычинками.

Nordal (1982) в обработке *Amaryllidaceae* для флоры тропической восточной Африки приняла только 2 подрода — *Codonocrinum* и *Stenaster*, в последний перевела единственный вид этого региона — *C. subcernum* Baker, помещенный Baker в подрод *Platyaster*.

Согласно этим работам, подтвердилось совпадение признаков у большинства видов подродов *Platyaster* и *Stenaster*.

Анализ описаний видов рода *Crinum* показал, что форма и размер луковицы и листьев не разграничивают подроды, а являются признаками видового ранга и часто зависят от условий произрастания. Так, например, D. Lehmiller (1987) наблюдал изменчивость *C. americanum* L. в зависимости от сезона (окраска листьев, их количество, размер), от места произрастания (размер столонов у особей, растущих в воде и на суше) и др. Кроме того, количество цветков на особи зависит от возраста растения: у молодых особей цветок в 1-й год цветения один, затем каждый год их число увеличивается, пока не достигнет предельного для данного вида. Наиболее стабильными являются признаки морфологии цветка.

Противоречивость во взглядах на внутриродовое деление рода *Crinum* побудила нас пересмотреть основные признаки, на которых базируется это деление.

Как показало изучение материалов Гербария Ботанического института РАН, сухой гербарный материал не дает возможности выявить структуру цветка (размер и расположение сегментов, тычинок и пестика), а также форму луковицы. Поэтому были проанализированы первоописания всех видов *Crinum*, а также описания ряда видов, сделанные разными авторами в результате изучения их в естественных условиях.

Было изучено 17 образцов *Crinum* из оранжерейных коллекций Ботанического института РАН, а также из оранжерей ботанических садов Москвы (ГБС), Киева (ЦБС) и Риги (университет): *C. abyssinicum* Hocht., *C. americanum* L., *C. asiaticum* L., *C. japonicum* (Baker) Hannibal, *C. bulbispermum* (Burm.) Milne-Redhed (=*C. capense* Mill., *C. longifolium* Herb.), *C. campanulatum* Herb. (=*C. aquaticum* Burshell), *C. commelyni* Jacq., *C. erubescens* Ait., *C. firmifolium* Baker var. *hydrophylum* H. Perr., *C. flaccidum* Herb., *C. giganteum* Andr., *C. jagus* (Thompson) Dandy, *C. moorei* Hook. fil., *C. pedunculatum* R. Br., *C. pestilentis* Bailey, *C.*×*powellii* Hort. (*C. longifolii*×*C. moorei*), *C. vanillodorum* Welw. ex Baker.

Представители рода *Crinum* — луковичные растения. Побег состоит из подземной и надземной частей. Подземная часть, как и у других амариллисовых, представлена луковицей, состоящей из укороченного стебля, на верхушке которого тесно друг к другу расположены чешуи. У *Crinum* они представляют собой основания ассимилирующих листьев и лишь одна — низовой лист. Чешуи выполняют функцию накопления питательных веществ для растений.

Нижняя часть укороченного побега, несущая чешуи, листья и цветоносы, имеет специальное название — донце; на ней формируются придаточные корни. У кринума корни многолетние, ветвистые, отмирают вместе с чешуей, которую они питают.

На верхушке побега в центре луковицы непрерывно формируются зачатки новых листьев и цветоносов, несущих цветки, которые могут быть одиночными или собранными в цимоидный зонтик.

Чешуи на ранних этапах морфогенеза срастаются краями и с отмиранием пластинки формируют луковицу. Длина чешуи зависит от влагалища, часть которого остается после отмирания пластинки листа и образует шейку луковицы. Длина шейки часто зависит от глубины залегания луковицы, а также от условий произрастания растений. W. Morris (1962) наблюдал у *C. flaccidum* хорошо выраженную шейку при расположении луковицы на глубине 25—30 см; у луковицы, растущей у поверхности почвы, шейка была не выражена.

Отмирают чешуи постепенно с верхушки шейки, которая у разных видов имеет разные длину и форму: она может быть длинной или короткой, цилиндрической, колонновидной (*C. asiaticum*) или постепенно сужающейся к верхушке (*C. moorei*). Чешуи, как правило, мясистые, белой окраски, состоят из паренхимных клеток, наполненных крахмалом и другими органическими веществами. Отмирающие чешуи полностью высыхают, приобретают коричневую окраску и прикрывают луковицу в течение ряда лет, пока не сгнивают.

Поскольку чешуи живут дольше пластинки листа, их в луковице накапливается больше, чем вегетирует листьев. У *Crinum* в зависимости от вида бывает от 30, 100 и более чешуй (Артюшенко, 1970). Эпидермальные клетки чешуй, как правило, отличаются от таковых у листьев (табл. I). Они почти четырехугольные или слегка вытянутые, с прямыми (*C. asiaticum, C. bulbispermum* и др.) или извилистыми стенками с хорошо выраженной кутикулой (*C. moorei*). Форма эпидермальных клеток чешуй может служить хорошим систематическим видовым признаком. Ткань чешуи состоит из бесцветных однообразных паренхимных клеток.

Луковица у кринума продолговатая, яйцевидная, реже округлая, от 3.5 до 10—15 см в диам., иногда несет столоны. Боковые луковицы закладываются в пазухах листьев и развиваются на донце материнской луковицы до момента отмирания чешуи, в пазухе которой боковая луковица развивается после отмирания листовой пластинки. Впоследствии формируется гнездо однородных луковиц, или клон.

Листьев у разных видов кринума образуется до 90 и более (*C. asiaticum*), при этом у ряда видов зеленые пластинки отмирают в конце периода вегетации (так называемые листопадные), у других — существуют несколько лет (вечнозеленые).

Листья собраны в пучок, выходящий из шейки луковицы: крупные, до 1 м дл. и до 10 см шир., большей частью ремневидные или линейные; плотные или тонкие; зеленые, от светлого до темного оттенков; блестящие, матовые или с восковым налетом; с округлой или заостренной верхушкой; прямые, отклоненные или распростертые по земле; с ровным, волнистым, шероховатым или хрящеватым краем. У многих видов разросшуюся центральную жилку пластинки листа, выступающую на нижней поверхности, называют килем, которому на верхней поверхности соответствует вогнутость, подобная желобу или каналу. Такие листья называют килеватыми или желобчатыми.

Анатомическое строение листа кринума несет черты мезофильности (табл. I, *А*). Эпидерма листа состоит из продолговатых клеток со слегка закругленными или обрубленными концами, среди которых разбросаны устьица. Клетки эпидермы различаются по длине и ширине, от которых зависит и их форма. Размеры клеток изменяются также в зависимости от условий произрастания: они могут быть крупнее или мельче.

Палисадная паренхима у *Crinum* почти или совсем не выражена (табл. II). Под верхней и нижней эпидермами располагаются изодиаметрические ассимилирующие клетки, которые к середине листа увеличиваются в размере, при этом количество зеленых пластид в них уменьшается. С возрастом листа крупные клетки облитерируются, образуя полости, наполненные слизистым веществом. Проводящие пучки расположены по середине листа в 1 ряд: самый крупный соответствует центральной жилке, и от него по обе стороны к краям листа размещаются в порядке уменьшения до 30 и более пучков. Между ними расположены полости, хорошо заметные на поперечном разрезе листа.

Цветонос у многоцветковых видов *Crinum* от 15—20 до 60—100 см дл., у одноцветковых — 3.5—6.5 см, выполнен паренхимной тканью. Все клетки изодиаметрические, 1—2 ряда содержат хлорофилл, остальные бесцветные.

На верхушке цветоноса расположены цветки, которые у ряда видов одиночные (реже по 2) или собраны в цимоидный зонтик от 3 до 50 и более цветков на очень коротких (1—2 см), более длинных (3—7.5 см) или совсем не выраженных цветоножках. Цветки несут прицветники, по 1 у основания цветоножки: 2 наружных, самых крупных у первых 2 цветков, полностью покрывают остальные цветки (их называют покрывалом); последующие прицветники резко уменьшаются в размерах в направлении к центру соцветия. После выхода цветков из покрывала оно долго остается при соцветии в виде крыла. Длина его у разных видов колеблется от 3 до 15 см. Вначале покрывало зеленое или красноватое, затем, как правило, буреет и высыхает, но у некоторых видов остается зеленым до конца цветения.

Цветок кринума представлен околоцветником из 6 сегментов, наполовину сросшихся в трубку, 6 тычинками, сросшимися до зева с трубкой и пестиком с нижней трехгнездной завязью, с 3 анатропными голыми семяпочками (Комар, 1985), столбиком и 3-лопастным или головчатым рыльцем.

Цветки, как правило, крупные, большей частью ароматные, с окраской от чисто белой до темно-розовой, часто с красными полосками по килю. По форме они четко разделяются на 2 группы, соответствующие 2 секциям — *Crinum* и *Semipatentes*.

Следует отметить, что часто в описании видов указываются размеры пыльников. Эти размеры фигурируют в качестве таксономического признака видового ранга. Однако размер пыльника значительно меняется с его возрастом: до раскрывания пыльники очень крупные, а после раскрывания они сразу сморщиваются и в 2—3 раза уменьшаются. Таким образом, без указания времени замера пыльника значимость этого признака теряется.

Пыльца у *Crinum* дистально-бороздная, с шипами, плотно или редко рассеянными по поверхности, которая может быть сглаженной или узорчато-бугристой без перфораций, канальчатой (табл. III). Данные по анализу пыльцы и фотографии представлены Д. Б. Архангельским и публикуются впервые.

Плод у *Crinum* — ягодовидная коробочка с тонким, но мясистым околоплодником, который не вскрывается, а разрывается развивающимися семенами.

Семена крупные, до 3 см в диам., округлые или угловатые, зеленоватые с серебристым отливом вследствие большого количества воздуха в верхнем слое эндосперма, с морщинистой тестой, часто прорастают в плоде на расте-

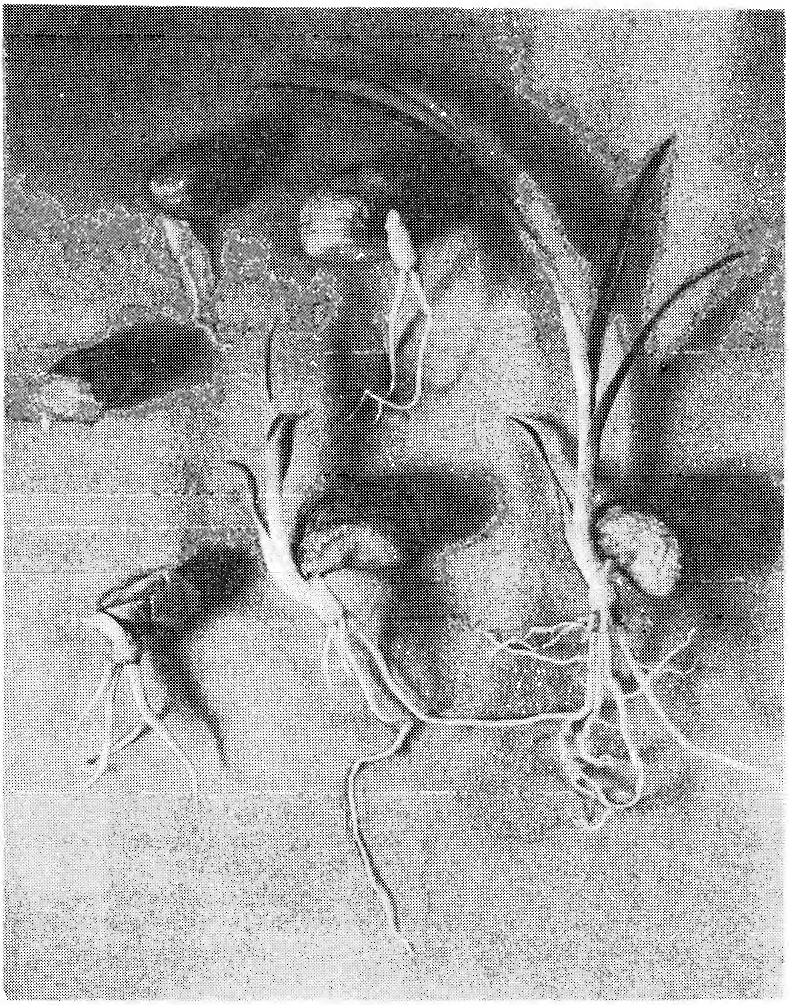


Рис. 1. Развитие проростка *C. bulbispermum* в течение 1-го года жизни.

нии (табл. IV). Есть указание на полиэмбрионию у *C. yemense* Defl. (Hannibal, 1959).

Семена у *Crinum* содержат до 90 % воды (Isaac, McGillivray, 1965). Это позволяет им прорастать без поступления воды извне. Они прорастают довольно быстро, через 1.5—2 мес после посева, и в течение года проросток образует 3—4 зеленых листа (рис. 1). На 4—5-й год растение зацветает.

Кариологические исследования ряда авторов показали, что основное число хромосом у представителей рода кринум $x=11$. Однако число хромосом варьирует не только у разных видов, но и у одной особи. Имеются виды с большим числом хромосом: например, у *C. flaccidum* $2n=44$ (Свешникова, Земскова, 1988), у *C. bulbispermum* $2n=66$ и 72 (Flory, 1982). В работе A. Scharma и N. Bhattacharyya (1956) указано, что у 9 видов *Crinum* число хромосом в клетках даже в одном кончике корня варьирует.

Для кринумов характерно непрерывное развитие побега, которое замедляется в засушливый период и убыстряется с наступлением дождей.

Листья закладываются на верхушке луковицы в виде почти прозрачных

3*

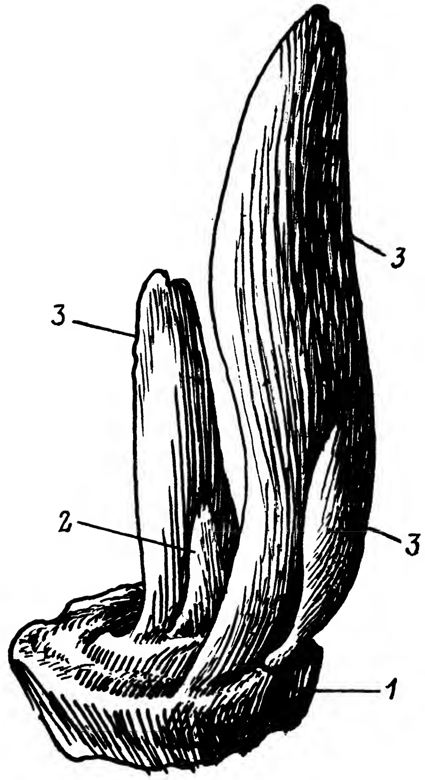


Рис. 2. Расположение цветоносов и низовой чешуи на донце луковицы *C. asiaticum* (сочные чешуи удалены).

1 — донце, *2* — цветоносы, *3* — низовые чешуи.

колпачков, основания которых кольцом в 1 мм охватывают конус нарастания. В дальнейшем вследствие интеркалярного роста замкнутая часть основания листа разрастается в длину и по диаметру; в конечном итоге из нее формируется чешуя луковицы. Одновременно разрастается и пластинка листа, переходящая во влагалище, из которого формируется шейка луковицы. При последовательном удалении чешуй с донца луковицы видно, что после определенного количества образовавшихся листьев у зрелой луковицы закладывается цветонос. Для *Crinum* характерно заложение цветоноса после появления 7—9 листьев (рис. 2). После цветоноса закладывается пленчатый низовой лист, повернутый к последнему спинной стороной (Артюшенко, Щепак, 1982). У видов, всегда несущих пучок зеленых листьев, процесс формирования листьев и цветоносов протекает непрерывно, так же как и отмирание. Поэтому у крупной цветущей луковицы можно наблюдать несколько серий листьев, чередующихся с цветоносами. Так, например, у *C. moorei* наблюдается 9 листовых серий, состоящих из 8 листьев, разграниченных цветоносами; из них 3 серии отмершие, 2 или 3 вегетируют и цветут в текущем году, остальные постепенно развиваются и будут цвести в последующие годы. У *C. asiaticum* в цветущей луковице среднего размера насчитывается 4 серии чешуй и листьев, разграниченных 4 цветоносами. У них темп развития листьев и цветоносов протекает в 2—3 раза быстрее, чем у *C. moorei*.

У кринума, сбрасывающего листья в неблагоприятный период (*C. macowanii* Baker, *C. stuhlmannii* Baker, *C. papillosum* Nordal), остается только 2—3 молодых листа в центре луковицы, которые начинают быстро развиваться с наступлением периода дождей. У *C. zeylanicum* (L.) L., *C. politifolium* Wahstrôm, *C. asiaticum* L. и др. листья сохраняются в течение нескольких лет (Nordal, 1982).

Основываясь на исследовании всей совокупности признаков и выделив из них наиболее четко разграничивающие род *Crinum* на 2 группы, считаем, что эти группы следует перевести в ранг секций, как это было сделано Herbert, дополнив их характеристику.

Sect. 1. *Crinum*. — Sect. *Patentes* Herb. 1821; subgen. *Stenaster* Baker, 1881; subgen. *Platyaster* Baker, 1881, p. p.; subgen. *Crinum* Traub. 1963.

Цветок актиноморфный, звездчатый, с прямой трубкой околоцветника, с узкими, до 1.5—1.6 см шир., линейными или узколанцетовидными сегментами, с распростертыми тычинками.

Тип: *C. asiaticum* L.

Sect. 2. *Semipatentes* Herb. 1821, App. Bot. Reg.: 21. — Subgen. *Codonocrinum* Baker, 1881; subgen. *Platyaster* Baker, 1881, p. p.

Цветок слегка зигоморфный, колокольчатый, с изогнутой трубкой околоцветника, с широкими, до 3.5 см шир., в средней части сегментами, от ланцетных до яйцевидных, с тычинками и пестиком, собранными в приподнимающийся пучок.

Лектотип: *C. zeilanicum* L.

Перечисленные признаки в пределах каждой секции коррелируют, и при отсутствии одного и даже двух из них по остальным можно определить, к какой из секций вид принадлежит.

О происхождении рода *Crinum* можно сказать следующее.

Согласно Т. Koshimizu (1938), предки *Crinum* произрастали в тропической Африке. От них произошли виды, приспособившиеся к разным условиям существования. Расселились они на разных частях материка, а достигнув побережья, разнеслись в виде семян океаническими и морскими течениями на значительные расстояния. Особенно широко расселялись они в тропических и субтропических областях. Koshimizu полагает, что *Crinum* попал в Японию после ледникового периода. Он считает, что *C. japonicum* (Baker) Hannibal (=*C. asiaticum* var. *japonicum* Baker) был занесен на Японские острова теплым тихоокеанским течением. Распространяются водой семена, у которых эндосперм содержит большое количество воздуха, а семя защищено слоем корки.

Интересно в связи с этим отметить ссылку Hannibal (1977) на следующий факт. Известно, что по всей тропической Африке сок кринума является лечебным средством от язв. Португальцы с открытием золотоносных приисков около Рио-де-Жанейро (конец XVI в.) начали интенсивно ввозить туда негров с их национальной пищей и лечебными растениями, среди которых был *Crinum jagus* (Thompson) Dandy (=*C. giganteum* Andr.). Этот же вид кринума распространился в Индии, Малайзии и на Филиппинах. Позже все разновидности этого вида расселились по всем тропическим странам. Этот факт может свидетельствовать об африканском происхождении рода *Crinum* в далеком прошлом. Nordal (1977) относит *Crinum* к пантропическому роду с центром разнообразия в Африке, с наибольшим числом видов в Капской области и Намибии. Общее число видов на континенте не превышает 35: 21 вид — в Южной Африке и Намибии, 16 — от Анголы до Мозамбика, 10 — в Заире и Камеруне, 7 — в Западной Африке, 6 — от Судана до Сомали, 8 видов — в Восточной Африке. Центром образования *Crinum*, судя по количеству видов, следует считать Намибию. На север виды распространялись по восточной части континента.

Вторичным центром образования видов Nordal считает тропическую Африку: Гвинео-Конголезскую область, в которой произрастают виды подрода *Stenaster*, и Судано-Замбезийскую область.

Произрастают виды рода *Crinum* в прибрежной зоне морей и океанов, вдоль рек, ручьев и озер, а также на заболоченных местах и в лагунах с опресненной водой. Koshimizu (1938) подсчитал, что 7 видов *Crinum* — болотные растения или растущие близ ручьев, 16 — типичные наземные, а остальные (около 140) — литоральные: Виды *Crinum* обитают на разнообразных почвах. A. Lee (1985) встречал *C. asiaticum* по берегам рек, в мангровых зарослях, *C. pedunculatum* — на засоленных чистых песках, *C. flaccidum* — на глинистых почвах между гранитными скалами. Morris (1962) наблюдал *C. flaccidum*, произрастающий в долине реки на тяжелой черноземной почве. Roessler (1974) пишет, что анголеские виды кринум плавают на поверхности воды в прудах и вдоль берегов рек, а их луковицы расположены глубоко под водой в песке; в низинах они растут на серопесчаных почвах, галечниках, красных кальцинированных песках и на известняках.

Плавающих видов немного. J. Schulze (1971, 1972) насчитывал их всего 4: *Crinum aquaticum* (=*C. campanulatum*) из тропической Африки, *C. longifolium*

(=*C. bulbispermum*) из Южной Африки, *C. purpurascens* Herb. из Бразилии и Вест-Индии; 4-й вид — *C. thaianum* J. Schulze — Schulze описал с западного побережья Таиланда.

При морфолого-анатомическом исследовании и изучении органогенеза видов рода *Crinum* выявлено разнообразие в строении репродуктивных и вегетативных органов. Наибольшей стабильностью характеризуется структура цветка, послужившая основанием для разделения рода на 2 секции. Структура вегетативных органов более изменчива, так как в значительной степени зависит от условий произрастания вида.

Достаточно стабильными являются признаки — строение луковицы и анатомическое строение листа, особенно клеток эпидермы. При этом выявлен весьма устойчивый признак — различное строение эпидермы пластинки листа и основания, формирующего чешую луковицы. Это различие настолько четкое, что может служить хорошим видовым признаком.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюшенко З. Т. Амариллисовые (*Amaryllidaceae*) СССР. Л.: Наука, 1970. 178 с. — *Артюшенко З. Т., Щепак А. В.* Ветвление побега у представителей сем. *Amaryllidaceae* // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 8. С. 1074—1083. — *Комар Г. А.* Семейство *Amaryllidaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л.: Наука, 1985. Т. 1. С. 83—85. — *Свешникова Л. И., Земскова Е. А.* Числа хромосом некоторых представителей семейства *Amaryllidaceae* // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 8. С. 1207—1208. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Baker J. G.* Synopsis of the known species of *Crinum* // Gard. Chron. 1881. Vol. 15. P. 763—786. — *Baker J. G.* Handbook of the *Amaryllidaceae*. London, 1888. 216 p. — *Flory W. S.* Chromosome of dwarf *Crinum* from the west Indies // Plant Life. 1982. Vol. 38. P. 31—32. — *Hannibal L. S.* Culture of *Brunsvigia, Crinum, Nerine* and allies // Plant Life. 1959. Vol. 15. P. 116—120. — *Hannibal L. S. Crinum* seeds and bulbs needed for carcer study // Plant Life. 1977. Vol. 33. P. 77—78. — *Herbert W. Crinum* L. // Bot. Mag. App. 1821. Vol. 36. P. 21—28. — *Herbert W. Amaryllidaceae*. London, 1837. 428 p. — *Isaac Wm. E., McGillivray G.* A note on the water storing seeds of two species of *Crinum* and some other south-african *Amaryllidaceae* // Ann. Bot. N. S. 1965. Vol. 29. N 116. P. 739—740. — *Koshimizu Takuji.* Phytogeographical distribution of *Crinum* throughout the world // Bot. Mag. (Tokyo). 1938. Vol. 52. P. 32—39; 135—139. — *Lee A.* Collecting *Amaryllis* in Australia // Herbertia. 1985. Vol. 41. N 2. P. 61—64. — *Lehmiller D. J.* A south-african *Crinum* safari // Herbertia. 1987. Vol. 43. N 2. P. 50—59. — *Morris W.* Darling river lily — *Crinum flaccidum* // Plant Life. 1962. Vol. 18. P. 31—33. — *Nordal I.* Revision of the east-african taxa of the genus *Crinum* (*Amaryllidaceae*) // Norw. J. Bot. 1977. Vol. 24 (3). P. 179—194. — *Nordal I. Amaryllidaceae* // Flora of tropical East Africa. London: Royl. Bot. Gard. Kew, 1982. P. 9—18. — *Roessler H.* Übersicht über die Heute aus Südwest Africa bekannten *Crinum* — Arten // Mitt. Bot. Staatssammlung, 1974. Bd 11 (2). S. 523—544. — *Schulze J. Crinum thaianum* J. Schulze sp. nov. // Plant Life. 1971. Vol. 27. P. 127. — *Schulze J. Crinum thaianum* Schulze a new aquatic species from south-east Asia // Plant Life. 1972. Vol. 28. P. 33—42. — *Sharma A. K., Bhattacharyya N. K.* An investigation on the karyotype of the genus *Crinum* and its phylogeny // Genetica. 1956. Vol. 28. N 3-4. P. 263—296. — *Strickland C. W.* Crinums // Journ. Royal Hort. Soc. 1891. Vol. 13. P. 67. — *Traub H. P.* The genera of *Amaryllidaceae* // Plant Life. Soc. 1963. 85 p. — *Willis J. C.* A dictionary of the flowering plants and ferns. Cambridge, 1980. 1245 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 6 XII 1991

УДК 581.55 © Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 10

И. В. Борисова

МОНОКОРМНЫЕ ПОЛИКАРПИЧЕСКИЕ ТРАВЫ

I. V. BORISOVA. MONOCORMIC POLYCARPIC HERBACEOUS PLANTS

Выявлены разнообразные жизненные формы монокормных поликарпических трав преимущественно из аридных местообитаний. Приведена краткая характеристика этих жизненных форм и высказано предположение о возможном их происхождении.

Среди большого разнообразия жизненных форм (=биоморф) поликарпических трав особое внимание привлекают растения, формирующие, как правило, всего один побег (вегетативный или генеративный), т. е. монокормные.[1] Они встречаются в степях, пустынях, полусаваннах, в группировках нагорных ксерофитов, в ксерофильных редколесьях Казахстана и Средней Азии и в других сообществах аридных условий обитания.

Поликарпические травы умеренных широт в морфологическом отношении представляют собой систему последовательно сменяющих друг друга монокарпических побегов (Серебряков, 1952). Эта смена может осуществляться в основном двумя путями (рис. 1). Если после отмирания монокарпического побега отрастают две почки возобновления и более, то в конце концов образуется мало- или многоглавый каудекс (при сохранении главного корня). Если же на смену монокарпическому побегу в генеративном возрастном состоянии раскрывается всего одна почка возобновления, то образуется одноглавый каудекс (при сохранении главного корня), или неразветвленное ортотропное эпигеогенное корневище (при утрате главного корня). Другой вариант вегетативного возобновления монокарпических побегов отвечает «принципу максимальной экономии» (Гогина, 1981).

Форма ветвления, по И. Г. Серебрякову (1952), — это экологический признак. Поскольку монокормные растения приурочены в основном к аридным условиям существования (с сухим летом и влажными весной и осенью), в большинстве случаев они являются эфемероидами или гемиэфемероидами. Краткий срок вегетации приводит к экономному расходованию материала и в первую очередь к ограничению ветвления.

В Северном и Центральном Казахстане, Средней Халхе и Южной Гоби в Монголии, а также в ксерофильных редколесьях южного склона Гиссарского хр. мы выявили довольно большое разнообразие монокормных растений из различных семейств. Они встречаются в родах *Allium* (*Alliaceae*); *Ixiolirion* (*Amaryllidaceae*); *Albertia, Bunium, Falcaria, Ferula, Palimbia, Prangos, Schrenkia* (*Apiaceae*); *Arum, Eminium* (*Araceae*); *Scorzonera* (*Asteraceae*); *Bongardia, Gymnospermium* (*Berberidaceae*); *Asineuma, Ostrowskia* (*Campanulaceae*); *Astragalus* (*Fabaceae*); *Geranium* (*Geraniaceae*); *Crocus, Juno* (*Iridaceae*); *Phlomoides* (*Lamiaceae*); *Eremurus, Fritillaria, Lilium, Rhinopetalum, Tulipa* (*Liliaceae*); *Rheum* (*Polygonaceae*); *Delphinium* (*Ranunculaceae*). Особенно богаты монокормными растениями семейства *Liliaceae* и *Apiaceae*, а в последнем — род *Ferula*. Так, например, во флоре Казахстана (Коровин, 1963) из 47 видов ферул одноглавокаудексовые поликарпические травы составляют 55 %, многоглавокаудексовые — 17, а остальные многолетние монокарпические растения — 28 %. Среди лилейных монокормными растениями богаты роды *Lilium* (Баранова, 1971; 1981) и *Tulipa* (Данилова, Силина, 1962;

---

[1] Термины «монокормный» (однопобеговый), «плейокормный» (из нескольких побегов) и «мультикормный» (многопобеговый) заимствованы из работы В. Н. Голубева и Ю. С. Волокитина (1986).

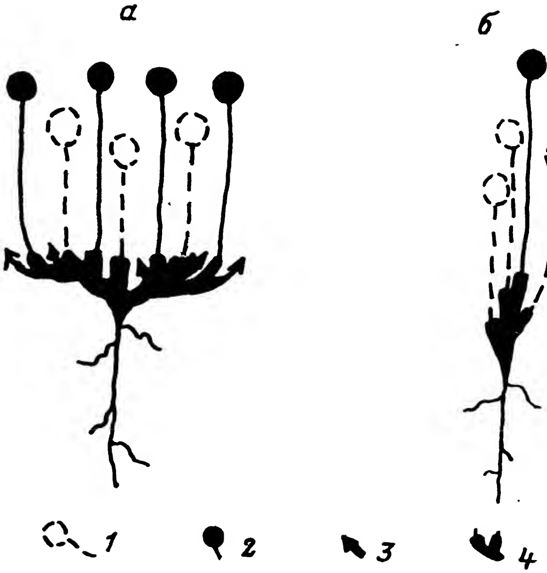


Рис. 1. Схематическое изображение мультикормного (*а*) и монокормного (*б*) растений.

1 — отмершие побеги предыдущих лет; *2* — цветоносный побег этого года; *3* — вегетативный побег; *4* — каудекс.

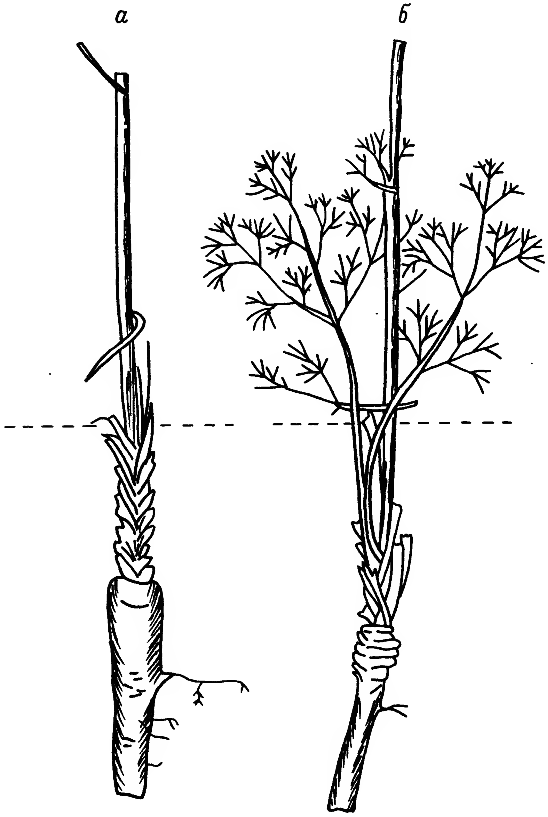


Рис. 2. Одноглавокаудексовые монокормные стержнекорневые травы.

а — *Ferula caspica*; *б* — *Ferula tatarica*. Верхние части цветоносных побегов и нижние части стержневых корней не показаны.

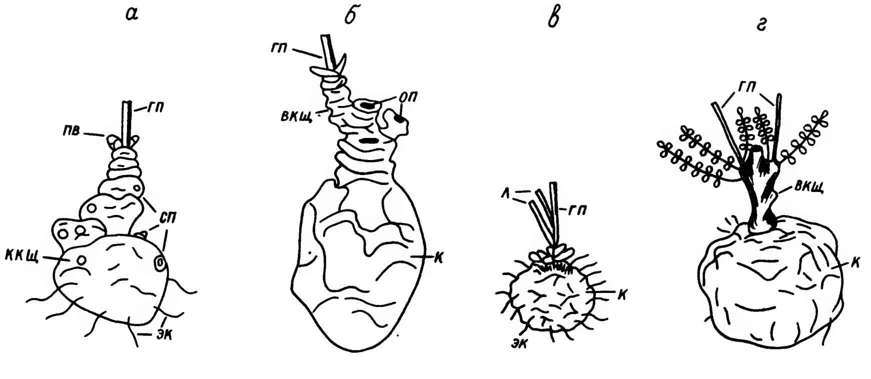


Рис. 3. Клубневые монокормные травы.

а — *Geranium charlesii*; *б* — *Albertia paleacea*; *в, г* — *Bongardia chrysogonum*. *пв* — почка возобновления, *сп* — спящая почка, *вкщ* — вертикальное корневище, *гп* — генеративный побег, *л* — лист, *ккщ* — клубневидное корневище, *к* — клубень, *оп* — основание отмершего побега, *эк* — эфемерные корни.

Шпак, 1963; Попова, 1965). Многие представители монокормных растений еще не выявлены.

Богатым оказался и состав жизненных форм среди монокормных растений. Так, можно наметить 5 основных групп биоморф: одноглавокаудексовые стержнекорневые; ортотропно-эпигеогеннокорневищные клубневые; ортотропно-эпигеогеннокорневищные кистекорневые; клубнелуковичные; луковичные. Остановимся кратко на их морфологической характеристике.

1. Одноглавокаудексовые стержнекорневые монокормные поликарпические травы с симподиальным ветвлением. Они имеют многолетний неразветвленный каудекс, который представляет собой систему сменяющих друг друга резидов разных порядков. Каждый порядок представлен всего одним резидом.[2] Достигается это путем прорастания одной-единственной пазушной почки возобновления на смену отмершему цветоносному побегу. Причем эта почка не раскрывается до тех пор, пока монокарпический побег предыдущего порядка не завершит свое развитие.

Среди жизненных форм этой группы встречаются растения с безрозеточными побегами: *Astragalus mirabilis, Asineuma argutum, Ostrowskia magnifica;* в основном с полурозеточными (часто полициклическими) побегами: *Ferula caspica* (рис. 2, *а*), *F. bungeana, F. tatarica* (рис. 2, *б*), *Palimbia salsa, Prangos bucharica, Rheum nanum, R. tataricum, Scorzonera stricta, Phlomoides hissarica, Ph. tadschikistanica.*[3] Все указанные виды имеют укороченный цикл развития и являются эфемероидами или гемиэфемероидами. В связи с этим большинство из них обладает утолщенными стержневыми главными корнями (виды родов *Ferula, Prangos, Rheum* и др.) или образует корневые шишки (виды рода *Phlomoides*). Единственный цветоносный побег степных одноглавых растений часто в надземной части сильно ветвится (по всей длине или только в верхней половине) и образует после подсыхания специализированную биоморфу «перекати-поле» (*Ferula caspica, Rheum tataricum*).

Иногда у одноглавокаудексовых поликарпических трав развивается не один, а два или три побега. Это связано чаще всего с повреждением верхушечной почки до образования в ней генеративных органов и отрастанием на смену ей двух-трех спящих пазушных почек либо в особо благоприятных условиях, кроме верхушечной почки, раскрываются еще одна-две боковые. Так показали наши наблюдения в Северном Казахстане (Борисова, 1961), чаще всего более слабые добавочные оси в конце концов (через несколько лет) отмирают и каудекс вновь становится одноглавым.

---

[2] «Резид», по Е. Л. Нухимовскому (1971 : 64), — стеблевая часть побега, которая стала скелетной после завершения им фазы видимого роста или верхушечного, или смешанного плодоношения (пыльценошения, семеношения).

[3] Латинские названия растений приведены по С. К. Черепанову (1981).

По внешнему облику поликарпические одноглавокаудексовые травы очень похожи на монокарпические многолетние, но поликарпики обычно менее рослые (до 30—50 см, реже до 100 см и более), чем монокарпики, достигающие 200 см.

Во многих флористических изданиях резак *Falcaria rivini* (=*F. sioides, F. vulgaris*) числится двулетником, т. е. монокарпиком. Однако биолого-морфологические исследования некоторых авторов (Попов, 1920; Прозоровский, 1940; Белостоков, 1954; Борисова, 1961) показали, что он является поликарпическим растением. В базальной части его монокарпического побега закладывается несколько боковых (пазушных) почек возобновления, но трогается в рост чаще всего одна, поэтому каудекс получается одноглавым. Кстати, резак не является ни эфемероидом, ни гемиэфемероидом, но обладает очень глубоко (до 2 м и более) идущими корнями (Попов, 1920; Белостоков, 1954) по сравнению, например, с гемиэфемероидом ревенем татарским, корни которого проникают только до глубины 50—60 см. Зато главный корень последнего сильно утолщен (до 10 см в диам. и более).

2. Ортотропно-эпигеогеннокорневищные клубневые поликарпические травы с симподиальным типом ветвления. Эта группа биоморф более разнообразна по типам побегов. Здесь представлены растения с безрозеточными побегами: *Geranium charlesii* (рис. 3, *а*); с полурозеточными побегами: *Albertia paleacea* (рис. 3, *б*), *Bunium intermedium*; с розеточными побегами: *Bongardia chrysogonum* (рис. 3, *в*), *Gymnospermium albertii, Corydalis ledebouriana*. Одни из них образуют клубневидные корневища (герань), другие — многолетние гипокотильные клубни (бонгардия, альбертия), над которыми возвышаются тонкие (бонгардия) или короткие (альбертия) ортотропные корневища (рис. 3). Все названные растения — эфемероиды. У них также иногда развивается не один, а два-три побега (рис. 3, *г*). По-видимому, это характерно для старых особей с крупными клубнями или растущих в благоприятных по увлажнению условиях. Надземные побеги этих растений

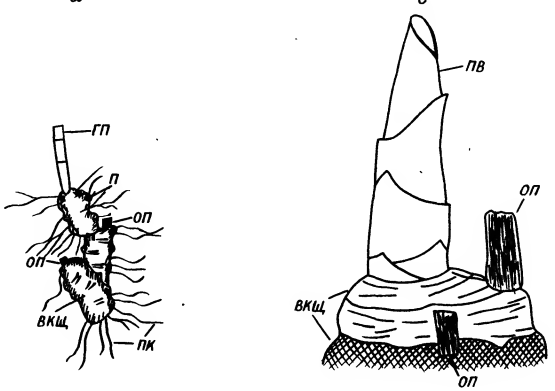


Рис. 4. Кистекорневые монокормные травы.

а — *Delphinium semibarbatum* (корневище); *б* — *Eremurus comosus* (отрастающая почка возобновления на верхней части корневища, листья удалены; рис. Т. А. Поповой). *п* — почка, *пк* — придаточные корни. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

могут быть разветвленными (бонгардия), но чаще всего ветвление у них слабое и наблюдается только в верхней части цветоносного побега.

3. Ортотропно-эпигеогеннокорневищные кистекорневые поликарпические травы с симподиальным ветвлением. Образуют вертикальные неразветвленные корневища, состоящие из резидов разных порядков. Среди них выявлены виды с полурозеточными побегами: *Delphinium semibarbatum* (рис. 4, *а*); с розеточными побегами: *Eremurus altaicus, E. comosus* (рис. 4, *б*), *E. olgae*. Описание онтогенеза *E. altaicus* приведено в работе Т. А. Поповой (1965).

Все перечисленные виды являются эфемероидами или гемиэфемероидами и имеют веретеновидно утолщенные придаточные запасающие корни. В отличие от 1-й и 2-й групп биоморф эти растения имеют короткую подземную стеблевую часть, так как более старые (нижние) резиды у них постепенно отмирают. Они, так же как и предыдущие виды, иногда формируют не один, а два-три побега. Мы наблюдали это в Кондаре (Гиссарский хр.) у *Delphinium semibarbatum,* который рос возле тропинки и, видимо, вытаптывался прохожими, которые повреждали верхушку его основного побега. Представители этой группы растений еще слабо выявлены.

4. Клубнелуковичные монокормные поликарпические травы с симподиальным ветвлением. Эта группа жизненных форм хотя и немногочисленна, но разнообразна по типам побегов.[4]

К растениям с безрозеточными побегами мы отнесли *Gladiolus italicus,*[5] с полурозеточными — *Arum korolkowii, Eminium alberti* (рис. 5, *а*), с розеточными — *Crocus korolkowii, Ixiolirion tataricum* (рис. 5, *б*). Последний вид ранее относили к клубневым растениям, но З. Т. Артюшенко (1967) убедительно показала, что *Ixiolirion* имеет клубнелуковицу, а не клубень. То же произошло и с *Eminium*: В. К. Василевская и Н. Т. Нечаева (1964), изучавшие *E. lehmannii*, пришли к выводу, что он имеет не клубень, а клубнелуковицу. По мнению Артюшенко (1967 : 13), клубнелуковица, как и луковица, представляет собой «изолированную почку, защищенную чешуями и снабженную запасом питательных веществ». Однако не все клубнелуковицы от момента формирования до момента отмирания живут всего 1 год, как считает Артюшенко. По наблюдениям Василевской, Нечаевой (1964) и нашим, клебнелуковицы *Eminium* живут 2 года (рис. 5, *а*).

Растения этой группы биоморф также являются эфемероидами, геофитами. У них стеблевая подземная часть укорочена, как и продолжительность ее жизни.

5. Луковичные монокормные поликарпические травы с симподиальным ветвлением. Луковичные растения из всех рассмотренных групп жизненных форм наиболее хорошо известны. Среди них мы выделяем растения (условно) с безрозеточными побегами: *Juno bucharica, J. nicolai, Lilium concolor* (рис. 6, *а*), *L. pumilum, Rhinopetalum bucharicum, Tulipa altaica, T. biebersteiniana, T. biflora, T. greigii* (рис. 6, *б*), *T. patens, T. praestans, T. schrenkii* и др. Полурозеточные побеги имеет *Gagea pusilla,* розеточные — имеют *Allium decipiens, A. hissaricum, A. serawschanicum, A. stipitatum* и другие виды луков, не размножающиеся вегетативно.

Эти виды луковичных растений в природных условиях являются одностебельными (Бочанцева, 1962; Данилова, Силина, 1962; Шпак, 1963; Попова, 1965; Баранова, 1971, 1981). У них в пазухах всех запасающих чешуй могут закладываться пазушные почки (замещающие луковицы), однако развитие их

---

[4] Определить типы побегов по форме роста у клубнелуковичных и луковичных зачастую трудно, так как их безрозеточные побеги, например, занимают промежуточное положение между безрозеточными и полурозеточными побегами: вегетативный побег у них неполный розеточный (всего один лист), а генеративный — обычно безрозеточный.

[5] По устному сообщению М. В. Барановой.

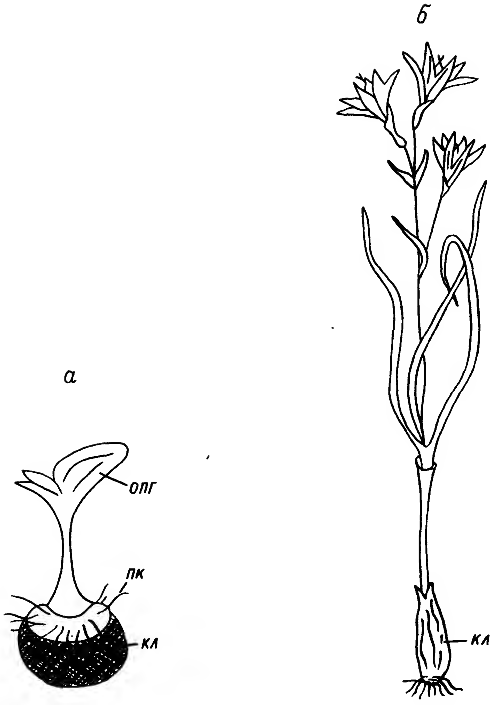


Рис. 5. Клубнелуковичные монокормные травы.

а — *Eminium alberti*; *б* — *Ixiolirion tataricum* (Флора Казахстана, 1958 : 235). *кл* — клубнелуковица, *опг* — отрастающий побег. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

чаще всего останавливается на дифференциации чешуй, достигающих небольших размеров, и все они, кроме одной, погибают вместе с подсыханием чешуй материнской луковицы (Шпак, 1963). Так, у тюльпана все пазушное ветвление сведено к развитию у взрослых особей одной пазушной почки, формирующей замещающую луковицу (Данилова, Силина, 1962). Своеобразные стеблевые подземные части формируются у лилий (рис. 6, *а*). Все лилии 1-й группы, выделенной М. В. Барановой (1981): *Lilium debile, L. distichum* и др., у которых в луковицах закладывается всего одна почка, также можно отнести к монокормным поликарпическим травам.

Как отмечают все указанные авторы, при улучшении условий местообитания (увеличении влажности и богатства почвы), а также в культуре тенденция к вегетативному размножению резко увеличивается, т. е. все или почти все пазушные почки становятся жизнеспособными.

Большинство монокормных луковичных растений (кроме лилий) — эфемероиды. «Краткий срок вегетации заставляет растения ограничить вегетативное развитие (ветвление). У тюльпана это свелось к крайнему ограничению (до полной редукции) пазушного ветвления в надземной части побега» (Данилова, Силина, 1962 : 177).

В этой группе жизненных форм, кроме подгруппы с симподиальным типом ветвления монокарпических побегов, охарактеризованной выше, можно выделить подгруппу моноподиальных луковичных монокормных поликарпических трав. Судя по описаниям Поповой (1965), *Fritillaria meleagroides* и *Rhinopetalum karelinii* также можно отнести к монокормным растениям, так как основной их побег живет в почке, а надземным является только боковой цветоносный побег. Вообще же моноподиально ветвящиеся виды, даже если их каудекс или ортотропное корневище не ветвится, — уже плейокормные растения. У них всегда имеются вегетативный полициклический побег, один-два

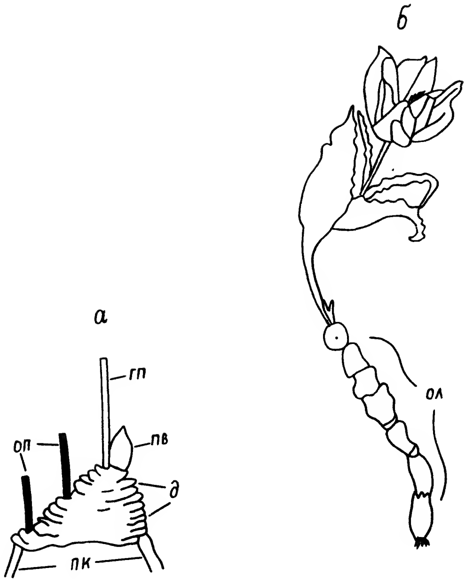


Рис. 6. Луковичные монокормные травы.

а — *Lilium concolor* (Баранова, 1981); *б* — *Tulipa greigii* (Данилова, Силина, 1962). *д* — донца, *ол* — отмершие луковицы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

и более боковых цветоносных побегов, и только в вегетативном состоянии они монокормные.

Таким образом, особенно многочисленными оказались 2 группы жизненных форм монокормных поликарпических трав — одноглавокаудексовые и луковичные. Дальнейшее изучение этих интересных в морфологическом отношении растений позволит пополнить примерами и остальные группы.

В ряду выделенных групп жизненных форм по направлению от одноглавокаудексовых растений к клубнелуковичным и луковичным происходит уменьшение длительности жизни многолетней стеблевой части от многих до 1—2 лет. По существу большинство луковичных растений уже можно отнести к вегетативным малолетникам, выделенным в свое время Г. Н. Высоцким (1915).

Большинство монокормных поликарпических трав по ритму фенологического развития относится к эфемероидам и гемиэфемероидам. На примере одноглавокаудексовых видов рода ферула видно, что по направлению от пустынь к степям эфемероидные виды сменяются гемиэфемероидными (ферулы каспийская и татарская). Все это свидетельствует о том, что монокормные поликарпические травы формировались в аридных условиях существования.

Необходимо отметить, что некоторые мультикормные многоглавокаудексовые полурозеточные и розеточные растения в ювенильном и виргинильном периодах онтогенеза также являются монокормными до начала ветвления.

Фитоценотическая роль монокормных растений чаще всего невелика, но в некоторых сообществах они формируют сезонные синузии. Такую синузию в сухих и пустынных степях Центрального Казахстана образуют Tulipa patens+Gagea pusilla (Попова, 1965).

В эволюционном ряду жизненных форм монокормные растения — по-видимому, производные от многолетних монокарпических трав (Борисова, 1961; Borisova, 1972). Они либо являются промежуточным звеном между многоглавыми поликарпическими травами и многолетними монокарпическими травами, либо составляют с последними две самостоятельные ветви, отчленившиеся от многолетних многоглавых поликарпиков в аридных и крайне аридных условиях обитания путем редукции (подавления) ветвления монокарпических побегов до одного у многолетних монокарпиков с целью экономии материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюшенко З. Т. Амариллисовые СССР: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Л., 1967. 27 с. — *Баранова М. В.* О карликовой лилии *Lilium pumilum* // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 6. С. 787—797. — *Баранова М. В.* О связи структуры луковиц с экологическими условиями // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 76—90. — *Белостоков Г. П.* Побегообразование и ритм сезонного развития растений полупустыни: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1954. 20 с. — *Борисова И. В.* Биология и основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана // Тр. БИН АН СССР. Сер. III (Геоботаника). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. Вып. 13. С. 54—132. — *Бочанцева З. П.* Тюльпаны. Морфология, цитология и биология. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1962. 408 с. — *Василевская В. К., Нечаева Н. Т.* Материалы к биологии *Eminium lehmannii* (Bge) Ktze // Изв. АН ТуркмССР. Сер. биол. наук. 1964. № 2. С. 35—40. — *Высоцкий Г. Н.* Ергеня. Культурно-фитологический очерк // Тр. Бюро по прикл. бот. Пгр., 1915. Вып. 8. С. 1113—1443. — *Гогина Е. Е.* О некоторых направлениях эволюции жизненных форм в роде *Thymus* L. // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 46—76. — *Голубев В. Н., Волокитин Ю. С.* Методические рекомендации по изучению антэкологических особенностей цветковых растений. Морфологическое описание репродуктивной структуры. Ялта: Изд-во Гос. Никитск. бот. сада, 1986. 43 с. — *Данилова М. Ф., Силина З. М.* Формообразование у тюльпанов (*Tulipa* L.) в связи с активизацией пазушных меристем // Тр. БИН АН СССР. Сер. VII (Морфология и анатомия растений). 1962. Вып. 5. С. 176—224. — *Коровин Е. П.* Сем. XCI. Зонтичные — *Umbelliferae* Moris // Флора Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1963. Т. 6. С. 258— 428. — *Нухимовский Е. Л.* Осевая и побеговая системы семенных растений // Изв. Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 1971. Вып. 1. С. 54—66. — *Попов И. В.* Из наблюдений над биологией сорнополевой растительности // Материалы по опытному делу Воронежской губернии. 1920. Вып. XII. — *Попова Т. А.* Биолого-морфологическая характеристика лилиецветных сухих и пустынных степей Центрального Казахстана // Тр. БИН АН СССР. Сер. III (Геоботаника). 1965. Вып. 17. С. 7—63. — *Прозоровский Н. А.* Наблюдения над осенним и зимним состоянием степных растений // Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповед. Курск: Курск. книжн. изд-во, 1940. Вып. 1. С. 237—301. — *Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с. — *Флора* Казахстана. Т. 2. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1958. 292 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с. — *Шпак Р. Л.* Тюльпаны Киргизии (интродукция, морфология, биология): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Фрунзе, 1963. 20 с. — *Borisova I. V.* Policarpic herbaceous monocephalous plants // Ecophysiological foundation of ecosystems productivity in arid zone. L.: Nauka, 1972. P. 101—103.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 24 III 1992

УДК 577.4+630 * © Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 10

А. С. Алексеев, С. В. Тихонов, А. В. Щербаков

РАДИАЛЬНЫЙ ПРИРОСТ ДРЕВОСТОЕВ *PICEA ABIES* (*PINACEAE*) В УСЛОВИЯХ РЕКРЕАЦИОННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ

A. S. ALEKSEEV, S. V. TIKHONOV, A. V. SCHERBAKOV. THE RADIAL INCREMENT OF THE *PICEA ABIES* (*PINACEAE*) TREE STANDS AS IMPACTED BY RECREATION

Изучено влияние на радиальный прирост древостоев ели европейской *Picea abies* рекреационной нагрузки с учетом метеорологических факторов и времени. Определено наличие статистически значимых временных трендов рядов радиального прироста на каждой пробной площади. Получены достоверные регрессионные уравнения связи прироста и определяющих его факторов, оценена значимость каждого фактора в отдельности, определены нормы их замещения. Функция отклика радиального прироста древостоев ели на внешние воздействия использована для экологического нормирования рекреационной нагрузки.

Леса, расположенные в пригородных зонах крупных городов, подвергаются мощному рекреационному воздействию, количественная оценка которого является важной задачей прикладной экологии. Исследования проводились в «Дворцовом лесу» (г. Ломоносов, Ленинградская обл.) на 3 временных пробных площадях (ВПП), расположенных в зонах с разной рекреационной нагрузкой и разной степенью ее регулирования и компенсации.

Пробные площади закладывались по одной линии в юго-западном направлении от основного входа в парк в наиболее характерных участках Дворцового леса в пределах границы зоны, подверженной различным видам антропогенной нагрузки.

С целью минимального повреждения насаждений парка границы ВПП не были обозначены на местности, ими служили особенности ландшафтов парка. Характеристики древостоев и живого напочвенного покрова (ЖНП) пробных площадей приведены в табл. 1 и 2.

1-я ВПП была заложена в части парка, испытывающей наибольшую антропогенную нагрузку. Это место находится в непосредственной близости от центрального входа, в районе расположения основных музейных объектов. На него в наибольшей степени влияют воздушные загрязнения, выбрасываемые промышленными предприятиями города, и эта часть парка более всего вытаптывается посетителями. Данная территория сильно изрезана дорожно-тропиночной сетью. Кроме того, эта ВПП находится в регулярной части парка, для которой характерна низкая полнота насаждений, сформированных здесь следующим образом: первоначальный еловый лес был вырублен, за исключением отдельных деревьев ели, которые вписывались в создаваемый парковый ландшафт. Эти деревья обитают в сходных условиях. Ввиду отсутствия настоящего леса за древостой были приняты отдельно стоящие куртины.

Наряду с отрицательными антропогенными воздействиями на данной ВПП существуют и положительные, а именно формирование ландшафта, уборка сухостоя, улучшение почвы под деревьями. Развитая дорожно-тропиночная сеть снижает фактор вытаптывания непосредственно под кронами.

Травянистые растения, присутствующие на 1-й ВПП, представлены видами, характерными для разных биогеоценозов: купырь лесной *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., сныть *Aegopodium podagraria* L., крапива двудомная *Urtica dioica* L. обычны на увлажненных богатых почвах, а ежа сборная *Dactylis glomerata* L., бор развесистый *Milium effusum* L. и другие злаки — на открытых сухих лугах. Кроме того, в живом напочвенном покрове присутствует большое количество самосева клена. Такое разнообразие видов травянистых растений объясняется производимыми человеком активным улучшением плодородного слоя почвы и подсевом трав.

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика насаждений на пробных площадях

ВПП	Ярус	Средний диаметр, см	Средняя высота, м	Средний возраст, лет	Полнота	Состав	Подлесок, подрост	Тип леса
1-я		30	25	120	0.1	1Е3Д2Кл.2Б2Лп+Лц+Ос	Ольха, рябина	—
2-я	1-й	26	27	100	0.5	8Е1Б1Ос+С	Рябина, ива козья, Е — многочисленно, Д, Кл. — единично	Ельник-кисличник, переходный к ельнику-черничнику
	2-й	15	18	50	0.2	1ОЕ+Ряб.+Д+Ос		
3-я	1-й	19	21	70	0.5	5Е3Б1С1Ос	Ольха, рябина, Е — редко, Д — единично	Ельник-черничник, переходный к ельнику-долгомошнику
	2-й	8	15	30	0.1	1ОЕ		

На этой ВПП отсутствует избыточное увлажнение в связи с неровным рельефом и наличием большого количества водосборников в виде прудов, канав и т. д.

Предполагаемыми основными источниками воздушного загрязнения являются город, расположенный на востоке от парка, фабрика «Рассвет» (филиал «Красного треугольника»), находящаяся на северо-северо-востоке (на расстоянии 600 м), а также котельная, расположенная в непосредственной близости от парка, и особенно от 1-й ВПП (примерно в 250 м к востоку). Очевидно, что воздушное загрязнение от этих источников (помимо антропогенной нагрузки в виде вытаптывания) является главным фактором, ухудшающим рост исследуемых древостоев.

2-я ВПП находится в юго-западной части парка. Объектом исследования здесь служил естественный еловый древостой с незначительной примесью березы, осины и сосны. В этой части парка нет регулярной тропиночной сети, парковые работы практически не ведутся и уход отсутствует. По сравнению с 1-й ВПП эта площадь более удалена от основных источников загрязнения и более защищена насаждениями регулярной части. Из-за отсутствия тропиночной сети вытаптывание происходит на всей территории 2-й ВПП равномерно, но число людей, посещающих это место, меньше, чем на 1-й ВПП.

ЖНП представлен видами, характерными для лесных сообществ: кислица обыкновенная *Oxalis acetosella* L., майник двулистный *Majanthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, черника обыкновенная *Vaccinium myrtillus* L. и др. Подлесок состоит из рябины обыкновенной *Sorbus aucuparia* L., ивы козьей *Salix caprea* L.; подрост многочисленный еловый, благонадежный; единично

ТАБЛИЦА 2

Эколого-фитоценотические группы растений живого напочвенного покрова на пробных площадях

Эколого-фитоценотические группы	Общее число видов, %		
	1-я ВПП	2-я ВПП	3-я ВПП
Лесная	15.0	50.0	65.0
Лесо-луговая (опушечно-полночная)	20.0	31.3	10.0
Луговая	37.5	6.2	5.0
Болотно-лесная, болотно-луговая	10.0	12.5	20.0
Рудеральная и сорная	17.5	—	—

встречаются дуб черешчатый *Quercus robur* L., клен остролистный *Acer platanoides* L.

Избыточное увлажнение здесь отсутствует за счет хорошей работы гидромелиоративных канав, идущих по периметру парка.

3-я ВПП находится в наибольшем удалении от основных источников загрязнения, за территорией парка. Объектом исследования здесь, как и на 2-й ВПП, служил естественный еловый древостой с участием березы и примесью сосны. Эта территория находится в ведении не парковой части, а Ломоносовского лесничества Глуховского лесхоза. Поэтому здесь нет тропиночной сети, а есть квартальная сеть (0.5×0.5 км). Число посетителей еще меньше, чем на 2-й ВПП.

Несмотря на имеющиеся здесь гидромелиоративные канавы, наблюдаются избыточное увлажнение и, как следствие, признаки заболачивания. ЖНП здесь представлен формами, характерными для мест произрастания с избыточным увлажнением: скерда болотная *Crepis paludosa* L., хвощ лесной *Equisetum sylvaticum* L., мхи родов *Sphagnum, Polytrichum* и др.

Образцы для изучения динамики прироста отбирались в виде кернов у модельных деревьев на высоте 1.3 м. Затем на микроскопе МИР-12 измерялась ширина годичных колец с точностью до 0.01 мм. Модельные деревья отбирались методом случайной выборки с целью объективной характеристики радиального прироста исследуемых древостоев. По ним определяли ряды средних величин годичного радиального прироста на каждой пробной площади. Число модельных деревьев гарантирует заданную точность измерения среднего радиального прироста древостоев. Дальнейшие исследования проводились на основе рядов средних годичных приростов по пробным площадям за последние 40 лет.

Величину антропогенной нагрузки определяли следующим образом. Ввиду того что вход в парк свободный и точное число посещающих его неизвестно, за примерное количество посетителей принято число посетителей музеев парка, известное по числу проданных билетов. Это число является приблизительной оценкой рекреационной нагрузки и взято из-за неимения других данных, но оно объективно отражает динамику изменения нагрузки на парк. В самом деле, справедливо будет предположить, что действительное число посещений парка изменялось в той же пропорции, что и число посещений музеев. Очевидно, что по мере удаления от главного входа парка суммарная антропогенная нагрузка уменьшается, и, следовательно, можно предположить, что уменьшается она обратно пропорционально расстоянию. В расчетах исходили из того, что на 1-й ВПП побывали все посетители музеев, которые находятся в непосредственной от нее близости, коэффициенты удаления 2-й и 3-й ВПП определялись делением расстояния от главного входа до соответствующих площадей на расстояние до 1-й ВПП, они равны 2.24 и 2.94 соответственно. Затем вычисляли количество посещений 2-й и 3-й площадей путем деления количества посещений 1-й площади на соответствующие коэффициенты.

Таким образом, варьирование рекреационной нагрузки в пределах каждой пробной площади обусловлено вариацией во времени числа посещений музеев парка, а следовательно, и общего числа посетителей; различия в нагрузке между пробными площадями связаны с их местоположением и доступностью для посетителей.

Статистические характеристики вариационных рядов радиального прироста, метеоданных и рекреационной нагрузки приведены в табл. 3.

При обработке экспериментального материала прежде всего методом Фостера—Стьюарта производилась оценка наличия статистически значимых трендов среднего значения и дисперсии у вариационных рядов радиального прироста (Четыркин, 1977; Алексеев, 1990). Установлено, что тенденция падения средней величины прироста существует только на 2-й ВПП; рост диспер-

ТАБЛИЦА 3

Статистические характеристики вариационных рядов радиального прироста, метеоданных и рекреационной нагрузки

Переменная	Среднее значение	Среднее квадратическое отклонение	Коэффициент вариации	Минимум	Максимум
Средний прирост, мм:					
1-я ВПП	1.26	0.22	0.17	0.87	1.81
2-я ВПП	1.75	0.57	0.32	1.06	3.00
3-я ВПП	2.25	0.54	0.24	1.33	3.43
Среднегодовая температура, °С	4.4	1.1	0.25	2.6	7.2
Годовые осадки, мм	603	101	0.17	365	829
Средняя температура за вегетационный сезон, °С	13.8	0.8	0.06	12.3	15.6
Осадки за вегетационный сезон, мм	310	73	0.23	143	484
Условный возраст, лет	20.5	11.8	0.58	1.0	40.0
Антропогенная нагрузка, тыс. чел./год:					
1-я ВПП	221.44	98.40	0.44	44.50	394.79
2-я ВПП	98.86	43.92	0.44	19.89	176.29
3-я ВПП	75.32	33.46	0.44	15.10	134.29

сии имеет место на 2-й и 3-й пробных площадях. Наличие тенденции падения средней величины радиального прироста во времени на 2-й ВПП заставило включить время в число факторов, определяющих прирост, при использовании множественного регрессионного анализа для дальнейшей обработки экспериментальных данных.

На всем 40-летнем интервале времени исследовалась связь среднегодового радиального прироста (y) и следующих факторов: x_1 — среднегодовой температуры, x_2 — годовых осадков, x_3 — средней температуры за вегетационный сезон, x_4 — осадков за вегетационный сезон, x_5 — условного возраста, x_6 — прироста предыдущего года, x_7 — рекреационной нагрузки.

Взаимосвязь радиального прироста древостоев ели европейской и перечисленных выше факторов анализировалась с помощью метода множественной линейной регрессии (Розенберг, 1984; Алексеев, 1991); для непосредственной обработки данных использовался пакет прикладных программ BMDP. Дополнительно осуществлялась оценка удельного веса и достоверности влияния каждого из факторов в отдельности. Удельный вес влияния факторов равен

$$J_i = |a_i \cdot r_{yx_i}| \cdot R^2 \,/\, \sum_i |a_i \cdot r_{yx_i}|,$$

где a_i, $i = 1, \ldots, 7$ — нормированный коэффициент множественной регрессии; r_{yx_i} — парный коэффициент корреляции величины прироста y и факторов x_i; R^2 — коэффициент детерминации.

Достоверность влияния фактора x_i оценивалась по критерию Фишера

$$F_i = J_i \cdot (n - m - 1) \,/\, (1 - \sum_i J_i),$$

где n — число лет, для которых производится изучение прироста; m — число объясняющих факторов.

В табл. 4 приведены результаты множественного регрессионного анализа связи среднего радиального прироста древостоев и факторов, оказавшихся значимыми. В этой таблице b_i — коэффициенты уравнений регрессии в натуральном масштабе измерения.

Влияние факторов, определяющих прирост, достоверно на более чем

ТАБЛИЦА 4

Результаты регрессионного анализа связи прироста древостоев ели европейской и определяющих его факторов

ВПП	Параметры	Факторы, определяющие прирост							Коэффициент детерминации	Средняя ошибка уравнения регрессии, мм
		x_1	x_2	x_3	x_4	x_5	x_6	x_7		
1-я	b_i	0.094	0.001	—0.096	—	—0.007	0.496	—	0.606	0.14
	a_i	0.462	0.289	—0.359	—	—0.365	0.479	—		
	J_i	0.079	0.040	0.058	—	0.138	0.291	—		
	F_i	6.62	3.35	4.86	—	11.56	24.37	—		
2-я	b_i	—	—0.001	—	0.0004	—0.020	—	—0.006	0.731	0.30
	a_i	—	—0.115	—	0.055	—0.406	—	—0.425		
	J_i	—	0.047	—	0.020	0.325	—	0.339		
	F_i	—	5.94	—	2.53	41.08	—	42.85		
3-я	b_i	—	—0.0006	—	—	—	0.556	—0.005	0.779	0.25
	a_i	—	—0.081	—	—	—	0.862	—0.317		
	J_i	—	0.042	—	—	—	0.481	0.256		
	F_i	—	6.65	—	—	—	76.18	40.54		

95%-м уровне значимости (кроме фактора x_2 на 1-й пробной площади, который достоверен на 90%-м уровне, и фактора x_4 на 2-й пробной площади, который достоверен на 85%-м уровне значимости). Уравнения регрессии, достоверные на 99%-м уровне значимости, с учетом свободных членов в натуральном масштабе переменных имеют следующий вид:

$$y_1 = 1.289 + 0.094\ x_1 + 0.001\ x_2 - 0.096\ x_3 - 0.007\ x_5 + 0.496\ x_6,$$

$$y_2 = 2.964 - 0.001\ x_2 + 0.0004\ x_4 - 0.020\ x_5 - 0.006\ x_7,$$

$$y_3 = 1.639 - 0.0006\ x_2 + 0.556\ x_6 - 0.005\ x_7.$$

Как видно из табл. 4, изменение прироста на 1-й ВПП зависит на 7.9 % от среднегодовой температуры, на 4.0 — от суммарных годовых осадков, на 5.8 — от средней температуры за вегетационный сезон, на 13.8 — от условного возраста, на 29.1 % — от прироста предыдущего года. Все факторы для 1-й ВПП составляют 60.6 %, т. е. изменение среднего прироста на этой пробной площади зависит от перечисленных факторов на 60.6 %, а определяется случайными причинами на 39.4 %.

Прирост предыдущего года положительно влияет на текущий прирост. Условный возраст сказывается отрицательно: с увеличением возраста прирост снижается. Годовые осадки здесь влияют положительно, что не характерно для зоны избыточного увлажнения. Это, видимо, объясняется тем, что 1-я ВПП находится на относительно сухом месте. Среднегодовая температура также влияет положительно, однако средняя температура за вегетационный сезон действует отрицательно, что сначала кажется противоестественным. В самом деле, в условиях южной подзоны тайги, к которой относится рассматриваемая территория, температура является лимитирующим фактором, и, следовательно, повышение средней температуры за вегетационный сезон должно благоприятно сказываться на приросте. На самом же деле для 1-й ВПП наблюдается обратная зависимость. Этот факт можно объяснить следующим образом. Данная пробная площадь находится близко к источникам воздушного загрязнения, поэтому с усилением метаболизма происходят усиление поглощения деревьями вредных веществ, выбрасываемых предприятиями, и, как следствие, поражение ассимиляционного аппарата с последующим падением прироста. Аналогичный эффект был обнаружен нами ранее при изучении другого вида загрязнения атмосферы (Алексеев, 1991).

На 1-й ВПП не установлено достоверного влияния рекреационной нагрузки на радиальный прирост ели европейской, несмотря на то что здесь величина нагрузки была наибольшая. Объясняется это тем, что на данной пробной площади рекреационная нагрузка полностью компенсирована созданием развитой дорожно-тропиночной сети, организацией мест отдыха посетителей, уходом за почвой и самими насаждениями. На примере 1-й ВПП видно, что рекреационный стресс может быть скомпенсирован полностью.

На 2-й ВПП прирост на 4.7 % определяется годовыми осадками, на 2.0 — осадками за вегетационный сезон, на 32.5 — условным возрастом, на 33.9 % — антропогенной нагрузкой. Всего перечисленными факторами вариация прироста определяется на 73.1 %, а на 26.9 % она зависит от случайных причин. Наибольшее влияние на прирост оказывает антропогенная нагрузка, наименьшее — суммарные осадки за вегетационный сезон. Количество посетителей, условный возраст и годовые осадки воздействуют на прирост отрицательно, а осадки за вегетационный сезон — положительно.

На 3-й ВПП прирост на 4.2 % определяется годовыми осадками, на 48.1 — приростом предыдущего года, на 25.6 % — антропогенной нагрузкой. Все эти факторы определяют изменение прироста на этой пробной площади на 77.9 %, а на 22.1 % оно зависит от случайных причин. Больше всего на текущий прирост здесь влияет прирост предыдущего года, а меньше — годовые осадки. Влияние антропогенной нагрузки и годовых осадков отрицательное, а прироста предыдущего года — положительное.

Наибольшее влияние рекреационной нагрузки на радиальный прирост древостоев ели европейской установлено для 2-й ВПП. Норма замещения этого фактора и другого, наиболее важного для этой пробной площади — прироста прошлого года, вычисляемая как

$$f_{ij} = -b_j/b_i = 3.33 \text{ мм/тыс. чел.}$$

(Алексеев, 1991), показывает, что 1 тыс. чел. — посетителей парка по своему влиянию на радиальный прирост эквивалентна 3.33 мм прироста прошлого года, что является очень значительной величиной. Из этих данных следует, что наиболее уязвимым для рекреационной нагрузки является древостой ели европейской на 2-й ВПП и на сходных с ней участках. Поэтому в соответствии с законом минимума Либиха для целей экологического нормирования использовались результаты регрессионного анализа именно по этой пробной площади. Цель нормирования — определение такого количества посетителей парка при различных условиях внешней среды, которое достоверно не влияет на прирост, а также критического количества посетителей, которое угнетает насаждения и может привести к их гибели.

Все результаты приведены в пересчете на количество посетителей, входящих в парк. Из уравнения регрессии имеем

$$dy/dx_i = b_i, \quad dx_i = dy/b_i;$$

положив вариацию радиального прироста равной предельной точности его измерения 0.015 мм и зная коэффициент b_7, можно определить такую вариацию числа посетителей парка, при которой их воздействие на прирост не проявится. Эта величина равна 5.6 тыс. чел. и составляет всего 1.5 % от числа посетителей в 1989 г., что свидетельствует опять-таки о высокой чувствительности радиального прироста древостоев ели к рекреационной нагрузке.

Критическая нагрузка, приводящая к угнетению прироста, рассчитывалась по регрессионному уравнению для 2-й пробной площади для неблагоприятных метеоусловий и по величине условного возраста, при которой предполагалось существование древостоя на 60 лет вперед. Она равна 420 тыс. чел., что немногим больше числа посетителей парка в 1989 г. (табл. 3). Таким образом, для предотвращения чрезмерной рекреационной нагрузки на древостои ели европейской, расположенные в условиях, аналогичных нашей 2-й пробной площади, необходимо провести работы по созданию дорожно-тропиночной сети, уходу за почвой, а также другие работы, которые позволят скомпенсировать рекреационную нагрузку, как это происходит в древостоях 1-й пробной площади.

В заключение авторы приносят свою благодарность М. Е. Игнатьевой и М. С. Гуль за большую помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев А. С. Колебания радиального прироста в древостоях при атмосферном загрязнении // Лесоведение. 1990. № 2. С. 82—86. — *Алексеев А. С.* Радиальный прирост древостоев ели европейской *Picea abies* (*Pinaceae*) в условиях атмосферного загрязнения // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1498—1503. — *Розенберг Г. С.* Модели в фитоценологии. М.: Наука, 1984. 264 с. — *Четыркин В. М.* Статистические методы прогнозирования. М.: Статистика, 1977. 200 с.

Лесотехническая академия
Санкт-Петербург

Получено 3 XII 1991

УДК 581.143; 581.23; 581.144.4

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 10

Ю. Л. Цельникер, Р. Г. Хлебопрос, П. Я. Грабарник

РИТМЫ РОСТА КЛЕТОК ПАЛИСАДНОЙ ПАРЕНХИМЫ ЛИСТА *ACER PLATANOIDES* (*ACERACEAE*)

Yu. L. TSEL'NIKER, R. G. KHLEBOPROS, P. Ya. GRABARNIK. THE RYTHM OF GROWTH OF PALISADE PARENCHYMA CELLS IN THE *ACER PLATĀNOIDES* (*ACERACEAE*) LEAF

На основании изучения числа и размеров клеток палисадной паренхимы листа *Acer platanoides* в различные часы суток в период его постэмбрионального роста выявлены 2 типа ритмов — 3—4-суточный ритм увеличения числа клеток в листе и ритм колебаний размеров клеток, связанный с временем суток. Обнаружена регулярность в размещении крупных и мелких клеток относительно друг друга в пределах расстояния, равного 2—3 диаметрам клетки.

При исследовании клеточного роста листа, начатом давно, изучались 3 следующие закономерности: 1) зависимость конечного размера листа от числа и размеров клеток; 2) связь между фазами роста и функциями листа, такими как фотосинтез, дыхание, импорт и экспорт ассимилятов и др.; 3) динамика процессов деления и растяжения клеток, что непосредственно связано с моделированием процессов клеточного роста листа. В результате исследований было обнаружено, что размеры клеток листа регулярно колеблются как во времени, так и в пространстве. Это свидетельствует о ритмичности протекания процессов деления и растяжения клеток.

Как известно, ритмичность, которая наблюдается при протекании многих биологических процессов, является особой формой регуляции процессов жизнедеятельности организма. В листе, где одновременно развиваются разнородные ткани и при этом сохраняется двумерная (плоская) форма, регуляция процессов роста должна быть достаточно совершенной.

Зачаток листа в закрытой ростовой почке двудольных древесных растений имеет обычно 6 слоев меристематических клеток, которые перед распусканием почек весной интенсивно делятся перпендикулярно плоскости будущего листа. Этот процесс продолжается и после распускания листьев. У древесных пород умеренного климата деление клеток листа продолжается 10—15 дней и заканчивается в разных тканях в разное время. Дольше всех продолжается деление во 2-м сверху слое клеток, что дает начало палисадной паренхиме (Gregory, 1956; Уоринг, Филлипс, 1984). Если принять условно, что в палисадной паренхиме делятся все клетки одинаковое число раз, то по числу клеток в разные сроки можно определить число клеточных делений (или генераций клеток), происшедших за соответствующий период времени (Maksymowych, 1973; Иванов, 1974; Dale, 1976). Такие расчеты показывают, что к началу весеннего набухания почек в зачатке листа происходит от 8 до 13 делений, ко времени выхода листа из почки — еще около 10, а во время видимого роста листа — около 3—5 делений. Последние 2—3 деления в палисадной паренхиме являются светозависимыми (Цельникер, 1973).

Необходимость сохранять форму и структуру листа в процессе роста должна привести к появлению определенных связей между актами деления и растяжения различных клеток во времени и в пространстве (Stern, 1966). Однако, несмотря на важность изучения клеточного роста листа для более широкого понимания особенностей регуляции роста у растений, работ, посвященных этому вопросу, очень немного (Иванов, 1987), что связано в основном с трудоемкостью подобного рода исследований. Наиболее детально процессы деления и растяжения клеток во время роста листа прослежены R. Maksymowych (1973).

Задачей настоящей работы явилось выяснение закономерностей деления и растяжения клеток палисадной паренхимы листа во время его внепочечного роста. Особое внимание было обращено на колебания скорости новообразования клеток и их размеров.

Объекты и методы

Листья 20-летнего дерева клена остролистного, растущего под Москвой на открытом месте, собирали весной 1983 г. с момента их появления из почек (26 IV) до того момента, когда их площадь превышала половину площади взрослого листа (14 V). В начале роста листа его пластинка была блестящей и полупрозрачной, а к концу периода наблюдений стала матовой и непрозрачной, что служило для нас внешним признаком образования межклетников в палисадной паренхиме и окончания фазы клеточных делений. Каждые 3—6 ч с дерева брали по 3—5 листьев, измеряли их площадь и фиксировали 70%-м спиртом. Одновременно регистрировали температуру воздуха. Чтобы исследовать разные участки листьев, из них вырезали сегменты размером 0.2 см^2 сбоку от средней жилки у основания листа, в средней части и вблизи верхушки. Их просветляли хлоралгидратом, помещали под световой микроскоп с увеличением в 600 раз и делали микрофотографии клеток палисадной паренхимы в плоскости, параллельной плоскости листа (т. е. в направлении, перпендикулярном оси деления клеток). Как видно на микрофотографии (рис. 1), клетки палисадной паренхимы имели форму, близкую к прямоугольной, и были в этой фазе роста листа плотно сомкнутыми.

Поскольку на многих негативах границы клеток видны были не очень четко и такие негативы были неудобны для дальнейшего анализа, изображения на них с помощью увеличителя проецировали на бумагу, на которой обводили границы клеток. Увеличение в этом случае было равно $1 \times 15 \cdot 10^3$ раз. В одном кадре помещалось от 1000 до 2000 клеток. На полученном рисунке измеряли длину и ширину каждой клетки и таким путем определяли их площадь. Кроме того, определение площади клеток проводили упрощенным способом:

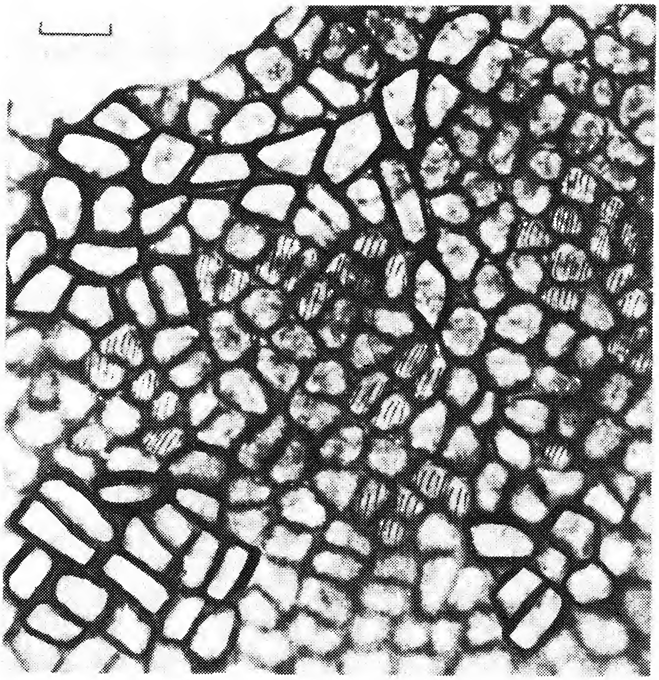


Рис. 1. Микрофотография клеток палисадной паренхимы листа клена остролистного в фазу деления клеток, сделанная перпендикулярно плоскости листа сверху.

Стенки крупных клеток обведены толстыми линиями, мелкие клетки заштрихованы. Масштабная линейка — 10 мкм.

весь рисунок разбивали на квадраты размером 4 см^2 каждый, что соответствовало около 200 мкм^2 листа (в одном кадре их было 99), и считали число клеток, помещавшихся в каждом квадрате.[1] Подсчет числа клеток в единице поверхности листа и измерение площади листа в разные сроки давали возможность рассчитать число клеток в листе, а также число клеточных делений (или генераций клеток) за определенный период по формуле $n = (\ln N_2 - \ln N_1)/\ln 2$, где n — число клеточных делений, N_1 и N_2 — число клеток в листе в первый и второй сроки наблюдений (Иванов, 1974).

Результаты

По нашим расчетам, в начале распускания почек (при площади листа 0.7 см^2) число генераций клеток палисадной паренхимы в листе было равно 22, а по окончании фазы клеточных делений через 18 дней (при площади листа 66 см^2) — около 28. Таким образом, площадь листа за период наблюдений возросла почти в 100 раз, а клетки палисадной паренхимы поделились в среднем 6 раз. Это означает, что в среднем за рассматриваемый период удвоение клеток происходило каждые 3 сут (72 ч). Анализ полученных данных за каждые сутки показал, что в разные сроки деление шло неравномерно: максимумы делений, наступавшие каждые 3—4 сут, во время которых за 1 сут прирастало 0.6—0.7 генераций клеток, чередовались с минимумами, когда за 1 сут прибавлялось лишь 0.04—0.2 генераций клеток (рис. 2, *а*—*г*).

Можно было предполагать, что разная интенсивность делений клеток

---

[1] При подсчетах числа клеток исключали участки, на которых были видны жилки. По нашим предварительным наблюдениям, площадь таких участков составляла около 10 % площади листа.

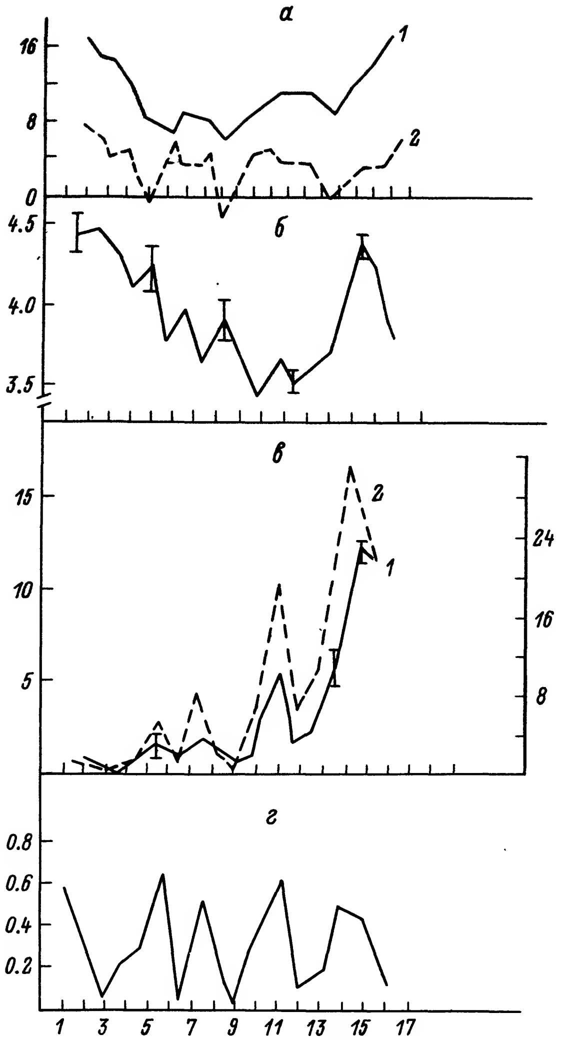


Рис. 2. Динамика показателей роста листа клена остролистного в фазу деления клеток.

По оси абсцисс — число суток после распускания почек; по осям ординат: *а* — температура воздуха, °C; *б* — число клеток, 10^6; *в* — среднесуточный прирост площади листа, см^2 (слева, *1*) и числа клеток в листе, 10^6 (справа, *2*); *г* — прирост числа генераций клеток за 1 сут.

в разные сроки была связана с колебаниями температуры воздуха. Однако корреляционный анализ показал, что зависимость интенсивности деления клеток от температуры воздуха за предшествующие сутки или от минимальной температуры была слабой (R=0.28—0.30).

Колебания числа вновь возникших клеток в течение указанного периода могут свидетельствовать о том, что значительная часть клеток палисадной паренхимы делится синхронно с интервалом в несколько суток. Если это так, то должно наблюдаться и периодическое изменение размеров клеток (или числа клеток в единице площади), так как они после деления растут и достигают максимальных размеров, а затем делятся снова. Как видно из рис. 2, *б*, периодические колебания числа клеток в единице площади листа действительно наблюдались. Анализ данных наблюдений, проведенных в разные часы суток, показал, что закономерные изменения размеров клеток приурочены к опре-

ТАБЛИЦА 1

Размеры клеток палисадной паренхимы в разные часы суток

Дата наблюдения (число, месяц)	Прирост числа генераций клеток за 1 сут	Средняя величина площади поперечного сечения клеток, мкм^2 за время суток, ч			
		0	6	12	18
27 IV	0.66	25.3	18.2	25.1	24.8
2 V	0.71	30.6	28.4	24.5	18.2
29 IV	0.06	26.0	28.4	27.6	24.9
5 V	0.16	30.3	—	25.1	26.1

деленному времени суток: средние размеры клеток имеют максимальные значения в полночь, а минимальные — в дневные часы. Различие размеров клеток в разные часы суток проявлялось наиболее ярко в те сутки, за которые прирост числа клеток в листе был наибольшим (табл. 1).

Более детальный способ проверки синхронности делений клеток — анализ кривых распределения размеров клеток в разные часы суток. При наличии синхронности в делении большей части клеток в какой-то момент времени должно наблюдаться одномодальное распределение клеток по размерам. При росте клеток пик распределения будет постепенно сдвигаться вправо до тех пор, пока клетки не достигнут максимальных размеров и не произойдет их деление. Если бо́льшая часть клеток достигнет предельных размеров и поделится одновременно на две равные части, то появится еще один пик на кривой распределения. Это двумодальное распределение просуществует недолго, так как, после того как все клетки разделятся, будет наблюдаться снова одномодальное распределение с пиком на размере, несколько превышающим половину максимального. Этот пик будет постепенно сдвигаться вправо, и цикл повторится. Таким образом, наличие колебаний в положении пика распределения между максимальным и минимальным размерами, а также появление на короткое время двумодального распределения вместо одномодального являются прямым доказательством синхронности клеточных делений.

Картину, соответствующую описанной выше, мы действительно наблюдали, например, 27 и 28 IV на 1—2-е сут распускания почек, когда за 1 сут поделилась существенная часть клеточной популяции (рис. 3, *а*). Начиная с 12 ч

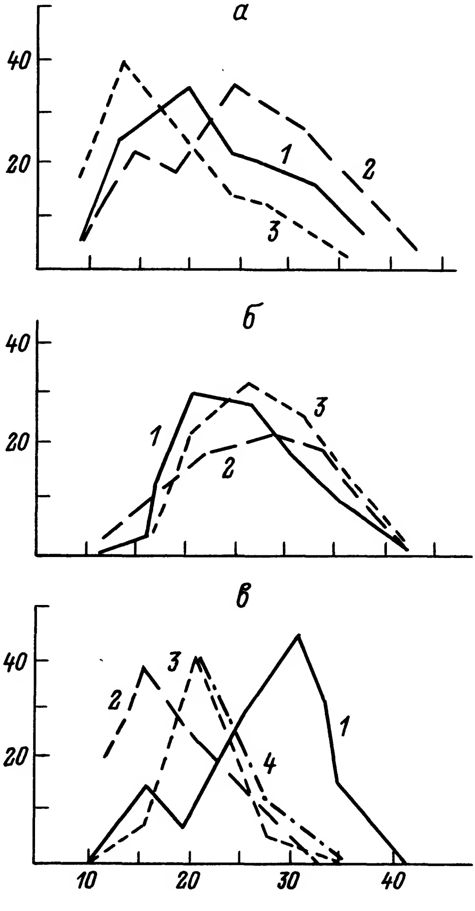


Рис. 3. Кривые распределения площади клеток в разное время суток.

Цифры у кривых — последовательность наблюдений. По оси абсцисс — площадь клеток, мкм^2; по оси ординат — встречаемость клеток, %. Даты и часы наблюдений: *а* — 28 IV, *1* — 0, *2* — 3, *3* — 6 ч; *б* — 29 IV, *1* — 0, *2* — 6, *3* — 12 ч; *в* — 30 IV, *1* — 3, *2* — 6, *3* — 12, *4* — 18 ч.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика пиков кривых распределения клеток по времени

Дата наблюдения (число, месяц)	Время от начала распускания почек, сут	Прирост числа генераций клеток за 1 сут	Пики на кривых распределения			
			максимум		минимум	
			появление пиков (время суток, ч)	площадь клеток, $мкм^2$	появление пиков (время суток, ч)	площадь клеток, $мкм^2$
27 IV	1	0.66	0	24—28	6	7—12
28 IV	2	0.33	3	24—28	6	13—17
29 IV	3	0.06	18	29—34	—	—
30 IV	4	0.24	0	35—40	6	13—17
1 V	5	0.32	0	29—34	6	13—17
2 V	6	0.71	0	35—40	12	18—23
3 V	7	0.04	12	18—23	18	7—12
			0	29—34	6	13—17
4 V	8	0.60	0	50	12	29—34
5 V	9	0.16	0	29—34	12	18—23
6 V	10	0.04	6	29—34	12	18—23
7 V	11	0.26	0	29—34	18	18—23
8 V	12	0.65	12	29—34	18	12—17
9 V	13	0.11	6	29—34	12	18—23
10 V	14	0.22	0	34—37	6	18—23
11 V	15	0.54	0	34—37	6	18—23
12 V	16	0.51	0	34—37	12	13—17
13 V	17	0.18	0	29—34	12	18—23

27 IV до 0 ч 28 IV наблюдалось движение пика распределения вправо, в сторону бóльших размеров, причем в пике находилось более 30 % клеток. В 3 ч 28 IV пик еще больше сдвинулся вправо и одновременно появился второй пик, состоящий из мелких клеток, площадь которых была примерно в 2 раза меньше площади клеток в первом пике. В 6 ч пик крупных клеток исчез, а в пике, состоящем из мелких клеток, находилось около 40 % клеток. Из рис. 3, *а* следует, что максимальная площадь клеток при начале деления колебалась в пределах 25—35 $мкм^2$, а минимальная площадь клеток после деления была равна 12—17 $мкм^2$.

Следующие 2 сут (28 и 29 IV) динамика распределения клеток была иной. В течение дня 28 IV шло увеличение размеров клеток в пике распределения. За 1 сут 29 IV прирост числа генераций клеток был минимальным и составил всего 0.06 (рис. 2, *г*). В соответствии с этим распределение клеток по площади в разные часы суток было почти одинаковым, а пики распределения почти соответствовали максимальному размеру клеток, после которого наступает деление (рис. 3, *б*). Лишь к 3 ч 30 IV эти клетки начали делиться, а весь процесс завершился к 6 ч. После этого в течение дня площадь клеток в пике распределения увеличивалась (рис. 3, *в*).

В описанной нами схеме изменения распределения во времени размеров клеток предполагалось, что минимальный и максимальный размеры различаются в 2 раза. Однако реальное распределение клеток по размерам показало, что самые крупные и самые мелкие клетки различались между собой по площади в 3—4 раза. По-видимому, для какой-то части клеток максимальные размеры были больше, а для другой — меньше, чем для основной массы. Кроме того, материнские клетки не обязательно делились на равные части. В некоторые сроки динамика изменения кривых распределения клеток по размерам была более сложной, чем в течение 28—30 IV: пики распределения клеток до и после деления были образованы из клеток бóльших или меньших размеров, чем 28 IV, иногда они были «размазанными». Очевидно, синхронно делилась меньшая часть клеток, деление проходило в более поздние часы.

Данные о времени появления пиков минимальных и максимальных размеров клеток на кривых распределения, а также о площади клеток в пиках за все время наблюдений приведены в табл. 2.

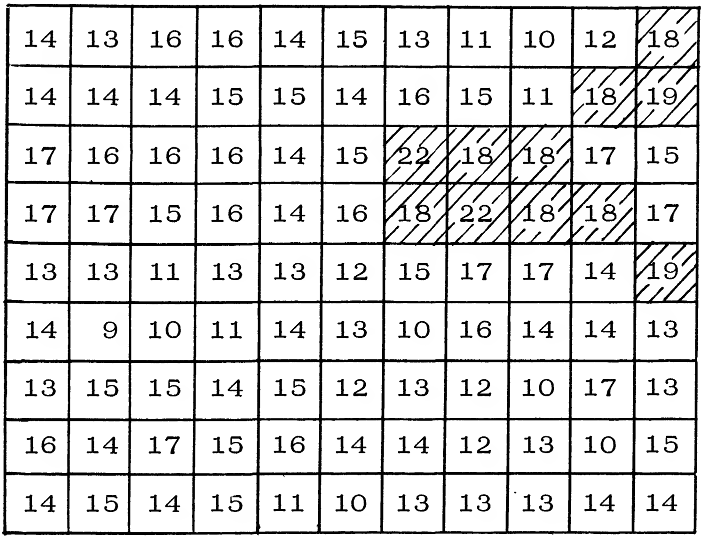
Как следует из данных, приведенных в табл. 2, в среднем во всех сроках наблюдений максимальная площадь клеток в пиках кривых распределения была 29—34, а минимальная — 18—23 мкм^2, т. е. площади клеток в максимальном и минимальном пиках различались менее чем в 2 раза. Максимальная площадь клеток (в 71 % случаев) наблюдалась в 0 ч, а минимальная (в 82 % случаев) — в 6 или 12 ч. По-видимому, на процессы деления и растяжения клеток влияет не только ритм процессов роста, занимающий несколько суток, но и смена дня и ночи, что обусловливает приуроченность пиков распределения размеров клеток к определенному времени суток.

Для изучения взаимного размещения клеток в пространстве (в плоскости пластинки листа) были рассмотрены данные о числе клеток, помещающихся на единице площади листа (в кадре микрофотографии), на разных его участках.

Мы ожидали, что если одновременно делится группа рядом расположенных клеток, то можно будет обнаружить участки, состоящие из более крупных и более мелких клеток. Если же деления происходят равномерно по всей площади, то число клеток, помещающихся на единице площади, по всему кадру будет близким к среднему.

Анализ проводился путем разделения рисунков, сделанных по микрофотографиям листа, на квадраты и подсчета числа клеток в каждом квадрате, как это было описано выше. В качестве примера на рис. 4 приведена одна из карт размещения клеток на участке листа площадью около 0.02 мкм^2. Число клеток в квадратах на этом рисунке изменялось от 9 до 22, т. е. более чем в 2 раза. При этом все квадраты с числом клеток более 18 (т. е. там, где недавно прошло деление клеток) были расположены рядом.

Таким образом, одна из особенностей пространственного ритма делений состоит в том, что клетки делятся группами, поэтому они расположены на плоскости листа неравномерно — то редко, то густо. Для того чтобы проана-



14	13	16	16	14	15	13	11	10	12	▨ 18
14	14	14	15	15	14	16	15	11	▨ 18	▨ 19
17	16	16	16	14	15	▨ 22	▨ 18	▨ 18	17	15
17	17	15	16	14	16	▨ 18	▨ 22	▨ 18	▨ 18	17
13	13	11	13	13	12	15	17	17	14	▨ 19
14	9	10	11	14	13	10	16	14	14	13
13	15	15	14	15	12	13	12	10	17	13
16	14	17	15	16	14	14	12	13	10	15
14	15	14	15	11	10	13	13	13	14	14

Рис. 4. Карта размещения клеток палисадной паренхимы на плоскости участка листа вблизи главной его жилки (28 IV в 6 ч).

Цифры в квадратах обозначают число клеток на площади 200 мкм^2, квадраты с мелкими клетками заштрихованы.

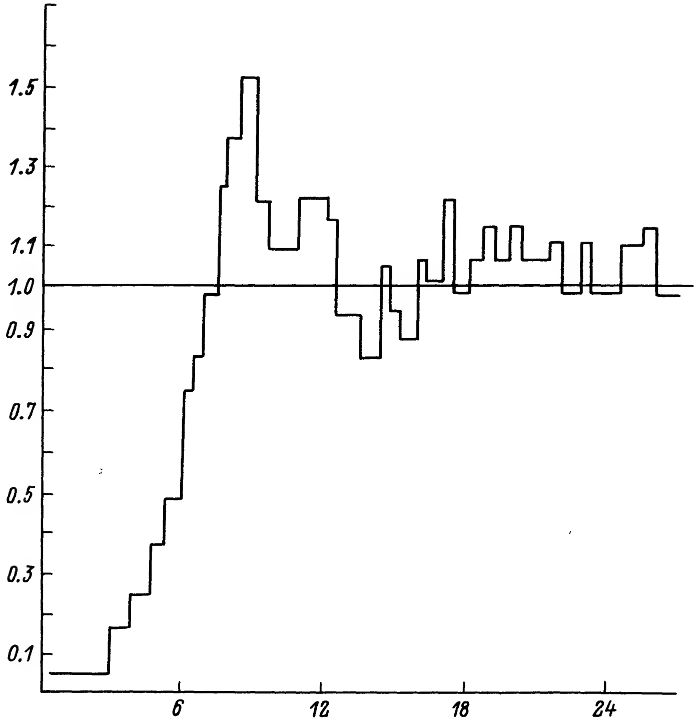


Рис. 5. Радиальная функция распределения центров клеток.

По оси абсцисс — расстояние между центрами клеток, мкм; по оси ординат — величины радиальной функции распределения $g(R)$.

лизировать размещение клеток друг относительно друга в плоскости листа, был применен следующий подход: на фотографиях, подобных приведенной на рис. 1, геометрический центр каждой клетки был отмечен точкой. Для изучения распределения полученной конфигурации точек использовалась радиальная функция распределения (Бузыкин и др., 1985). Процесс вычисления радиальной функции упрощенно можно описать следующим образом: из каждой точки как из центра проводятся две концентрические окружности радиусами R и $R+r$, затем подсчитывается число точек внутри кольца, ограниченное этими окружностями. Далее определяется число точек, приходящихся на единицу площади кольца. Постепенно увеличивая радиус кольца, мы получаем гистограмму для точки, которая была взята нами за центр концентрических окружностей. Усредняя гистограммы по всем точкам конфигурации и нормируя кривую относительно плотности точек на всем рисунке, получаем радиальную функцию распределения. При полностью случайном распределении точек на плоскости радиальная функция является прямой, параллельной оси абсцисс, причем ордината ее равна единице. Отличие радиальной функции от этой прямой свидетельствует о наличии регулярности в конфигурации точек. Аналогичный метод исследования был в свое время применен Г. П. Груздевым и Г. М. Свищевым (1969) при изучении деления клеток в животных тканях.

В нашем случае (рис. 5) график радиальной функции распределения показывает, что по мере приближения к точке, принятой за центр отсчета, резко уменьшается вероятность обнаружения соседней точки. Причина этого заключается в том, что расстояние между центрами клеток не может быть меньше линейного размера клеток. На графике радиальной функции можно выделить два максимума и минимум между ними, значения которых существенно отличаются от единицы. При дальнейшем увеличении радиуса изменения функции приобретают случайный характер, а ее значения несущественно отличаются от единицы. Такое поведение радиальной функции свидетельствует о наличии регулярности в размещении клеток на расстоянии, равном 2—3 диаметрам клетки.

Таким образом, обнаружен интересный факт — наличие ближнего порядка в размещении клеток друг относительно друга на всей плоскости листа. В некотором смысле данный эффект является двумерным аналогом трехмерных физических систем с ближним порядком, получивших название аморфных твердых тел (аморфных сплавов). Наличие ближнего порядка в размещении клеток означает, что, во-первых, по-видимому, клетки делятся чаще всего на равные части и, во-вторых, деление соседних клеток происходит в близкие сроки.

Обсуждение результатов

Проведенные нами исследования позволили установить, что в листе клена остролистного после выхода его из почки число клеток палисадной паренхимы удваивается приблизительно через каждые 3—4 сут. По литературным данным, у разных видов растений время удвоения числа клеток в листе колеблется от 1 сут (*Phaseolus vulgaris*; Dale, 1970) до 2—4 сут (*Xanthium*; Maksymowych, 1963, 1973; *Lupinus* sp. и *Helianthus annuus*; Sunderland, 1960). Авторы отмечали также, что по мере развития листа время удвоения числа клеток увеличивается. Анализируя свои данные путем применения разных методов, в частности радиоавтографии, они пришли к заключению, что длительность цикла между делениями клеток составляет от 12 (Dale, 1970) до 22 ч, причем сам митоз длится 1.7 ч, а для удвоения содержания ДНК в ядре необходимо 15.7 ч (Maksymowych, 1973). Значительно большее время, необходимое для удвоения числа клеток в листе, по сравнению с необходимым для деления клеток и репликации содержания ДНК, связано с тем, что не все клетки листа делятся, причем доля делящихся клеток с течением времени падает. Так, применив особый метод расчета, J. Dale (1970) установил, что если на 3-й день роста листа *Phaseolus vulgaris* доля делящихся клеток составляет 0.86, то на 8-й она снижается до 0.19. В нашем случае замедления скорости удвоения числа клеток по мере развития листа не наблюдалось.

Мы отметили, что существенная часть клеток палисадной паренхимы листа делится синхронно с периодичностью, равной 3—4 сут. При этом максимумы делений приурочены к определенному времени суток: в подавляющем большинстве случаев это раннее утреннее или дополуденное время. В дни, когда увеличение числа клеток в листе идет наиболее интенсивно, за 1 сут возникает до 0.7 генераций новых клеток. Это позволяет говорить о том, что доля делящихся клеток в это время составляет не менее 70 %. Весьма возможно, что наличие ритма клеточных делений с периодом 3—4 сут связано с тем, что после завершения митотического цикла дочерним клеткам требуется длительный срок для приобретения готовности к новому делению. Это может быть связано с недостатком веществ, необходимых для роста (Felippe, Dale, 1968; Dale, Murray, 1969). Наши наблюдения показывают, что в естественных условиях регулярный ритм размножения клеток палисадной паренхимы листа соблюдается не совсем точно. Нарушения регулярного ритма связывают прежде всего с влиянием колебаний температуры (Thomas, Stoddart, 1984). В нашем случае не обнаружено тесной связи прироста числа клеток с температурой воздуха. Но это не означает, что такая связь отсутствовала: дело в том, что наличие эндогенного ритма процесса в сочетании с влиянием температуры, а возможно, и других факторов среды, например количества солнечной радиации, могло привести к существованию более сложной зависимости размножения клеток от температуры, чем простая прямолинейная связь, которую мы пытались выявить с помощью корреляционного анализа. Вопрос о ритме размножения клеток с периодом, равным нескольким суткам, в литературе изучен слабо. Имеются указания на приуроченность деления и растяжения клеток к определенному, чаще всего светлому времени суток (Milthorpe, Newton, 1960; Dale, Murray, 1969; Lyndon, 1976). Это может быть связано с энергетическими аспектами, которые проанализированы в работах В. Б. Чернышева (1980) и Н. Н. Кожевниковой с соавт. (1984). Наряду с этим гормоны, регулирующие клеточные деления, светозависимы (Dale, 1976): фитохром меняет свою физиологическую активность под влиянием соотношения красных и дальних красных лучей в составе радиации, а содержание индолилуксусной кислоты (ИУК) регулируется ауксиноксидазой, которая разрушается под влиянием сильного света.

На основе гормональной регуляции клеточных делений можно также объяснить возникновение пространственного ритма делений, в результате которого могут образоваться группы крупных или мелких клеток, наблюдавшиеся нами, а также другими авторами (Poeting, Sussex, 1985). Мысль о том, что ИУК регулирует пространственную упорядоченность клеточных делений, впервые высказал E. Bünning (1956). Он также отметил, что делящиеся клетки подавляют деление соседних клеток. Эти высказывания были позднее развиты H. Meinhardt (1985), который на основе этого разработал теорию, названную им «теорией формирования биологического образца». Согласно этой теории, определенная биологическая форма (образец) возникает путем регуляции процессов роста (растяжения и деления) клеток. Активирование процессов роста в одной из клеток приводит к автокаталитическому усилению роста соседних клеток и ингибированию роста на некотором расстоянии. Такая форма взаимодействия клеток хорошо моделируется при предположении наличия двух веществ, синтезируемых в растущей клетке, — стимулятора и ингибитора. В результате может возникнуть периодическая структура, подобная палисадной паренхиме листа в фазу деления клеток.

Другое, более простое объяснение возникновения пространственной неоднородности размеров клеток — это сохранение в течение нескольких поколений синхронности деления сестринских клеток. Это было доказано (Груздев, Свищев, 1969) путем математического анализа размещения делящихся клеток в тканях животного происхождения.

Заключение

В результате изучения динамики роста клеток палисадной паренхимы листа клена остролистного *Acer platanoides* выявлены 2 типа ритмов — ритм увеличения числа клеток в листе, равный приблизительно 3—4 сут, и ритм колебаний размеров клеток, приуроченный к определенному времени суток.

Обнаружено, что размещение клеток на плоскости листа друг относительно друга может носить регулярный характер на малых расстояниях, а именно будет сохраняться регулярность в размещении ближних соседей первого и второго порядков окружения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бузыкин А. И., Гавриков В. Л., Секретенко О. П., Хлебопрос Р. Г. Анализ структуры древесных ценозов. Новосибирск: Наука, 1985. 94 с. — *Груздев Г. П., Свищев Г. М.* Исследование механизма дифференциации клеток в обновляющихся тканях по распределению митозов // Журн. общ. биол. 1969. Т. 30. № 2. С. 201—207. — *Ива-*

нов В. Б. Клеточные основы роста растений. М.: Наука, 1974. 223 с. — *Иванов В. Б.* Пролиферация клеток в растениях // Итоги науки и техники. Сер. Цитология. Т. 5. М.: ВИНИТИ, 1987. 219 с. — *Кожевникова Н. Н., Судачкова Н. Е., Хлебопрос Р. Г., Черкашин В. П.* Ритмы активности пероксидазы в тканях хвои сосны обыкновенной // Физиол. раст. 1984. Т. 31. Вып. 4. С. 674—682. — *Уоринг Ф., Филлипс И.* Рост растений и дифференцировка. М.: Мир, 1984. 512 с. — *Цельникер Ю. Л.* Ритмы роста тканей, хлоропластов и детерминация признаков световой и теневой структуры листа клена остролистного // Физиол. раст. 1973. Т. 20. Вып. 6. С. 1182—1190. — *Чернышев В. Б.* Суточные ритмы // Проблемы космич. биол. 1980. Т. 43. С. 186—197. — *Bünning E.* General processes of differentiation // The growth of leaves. London, 1956. P. 18—32. — *Dale J. E.* Models of cell number increase in developing leaves // Ann. Bot. 1970. Vol. 34. N 135. P. 267—273. — *Dale J. E.* Cell division in leaves // Cell division in higher plants / Ed. by M. M. Yeoman. London etc.: Acad. Press, 1976. P. 315—345. — *Dale J. E., Murray D.* Light and cell division in primary leaves of *Phaseolus* // Proc. Roy. Soc. London. B. 1969. Vol. 173. P. 541—555. — *Felippe J. M., Dale J. E.* Effects of growth retardant CCC on leaf growth in *Phaseolus vulgaris* // Planta. 1968. Bd 80. H. 4. S. 328—343. — *Gregory F. G.* General aspects of leaf growth // The growth of leaves. London, 1956. P. 3—17. — *Lyndon R. F.* The shoot apex // Cell division in higher plants / Ed. by M. M. Yeoman. London etc.: Acad. Press, 1976. P. 285—314. — *Maksymowych R.* Cell division and cell elongation in leaf development of *Xanthium pennsylvanicum* // Amer. J. Bot. 1963. Vol. 50. N 9. P. 891—901. — *Maksymowych R.* Analysis of leaf development. Cambridge: Univ. Press, 1973. 109 p. — *Meinhardt H.* Models of pattern formation and their application to plant development. Cambridge: Univ. Press, 1985. P. 1—32. — *Milthorpe F. L., Newton P.* Studies of the expansion of the leaf surface. III. The influence of radiation on cell division and leaf expansion // Journ. experim. Bot. 1960. Vol. 14. N 2. P. 483—495. — *Poeting R. S., Sussex J. M.* The developmental morphology and growth dynamics of the tobacco leaf // Planta. 1985. Vol. 165. N 2. P. 158—169. — *Stern H.* The regulation of cell division // Ann. Rev. Plant Physiol. 1966. Vol. 17. P. 345—378. — *Sunderland M.* Cell division and expansion in the growth of leaf // Journ. experim. Bot. 1960. Vol. 11. N 31. P. 68—80. — *Thomas H., Stoddart J. L.* Kinetics of leaf growth in *Lolium temulentum* at optimal and chilling temperatures // Ann. Bot. 1984. Vol. 53. N 3. P. 341—347.

Институт лесоведения РАН
с. Успенское, Московская обл.
Институт биофизики СО РАН
Красноярск
Институт почвоведения и фотосинтеза РАН
Пущино, Московская обл.

Получено 2 I 1990

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.29(571.66)
© 1992

А. В. Домбровская

НОВЫЙ ВИД РОДА *STEREOCAULON* (*LICHENES, STEREOCAULACEAE*) С ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

A. V. DOMBROVSKAYA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *STEREOCAULON* (*LICHENES, STEREOCAULACEAE*) FROM THE FAR EAST

Приведено описание нового вида лишайника из рода *Stereocaulon* с п-ова Камчатка и Курильских о-вов.

Stereocaulon spinosum **Dombr. sp. nov.**

Pseudopodetia (2) 3—4 (5) cm longa, dorsiventralia, teretia, 0.5—1 mm crassa vel complanata, 1.2—2 (3.5) mm lata, ex area insertionis angusta abeuntia pulvinulos rigidos spinosos formantia. Axes principales a basi in ramos 2—3 aequales subdivisi, superne saepe fasciculatim ramosi, saepe anastomosantes, vel ramulis stolonoideis praediti, eburnei, basi fuscescentes, in partibus complanatis hic inde sulcato-concavi rima longitudinali notati, phyllocladiis ramulisque distichis, interdum secus rimam in ramificationes proprias superne et inferne conjunctas divergentes.

Phyllocladia minuta, subglobosa, 0.025—0.15 (0.18) mm in diam. et protracta breviter digitiformia ad breviter coralloidea (0.25) 0.4—1 (1.5) mm longa, 0.13—0.2 (0.3) mm crassa, teretia, raro complanata et basi connata, ramulis phyllocladioideis (0.7) 1—1.5 (2.5—3) mm longis, 1—2 mm crassis, superficie levi vel indistincte tuberculata.

Cephalodia numerosa ab imperfectis minute granulosis atro-brunneis ad compacte botryoidea granulosa et magnigranulosa, grisea et griseo-brunnea (0.2) 0.5—1 (1.8) mm in diam., Stigonemate praedita.

Apothecia terminalia simplicia ad 0.5—1.2 mm in diam., vel discis secundariis rimis aut sulcis disjunctis ad 3—3.3 mm in diam formata, brunneo-nigra, juventute disco impresso et margine crasso pallidiore aspero praedita, senectute convexa, margine revoluto. Epithecium pallide brunneum 13—15 μm crassum, hymenium 50—60 μm crassum, pallidum; hypothecium 40—45 μm crassum, pallidum. Sporae (2) 4—6 cellulares, 26—44 × (2.2) 2.8—3.3 μm.

Substantiae lichenosae: atranorium et acidum porphyrylicum. Pd subflavescens.

In lapidibus magnis nudis et saxa denudata ad limitem superiorem zonae *Pinus pumilae* in paeninsula Kamczatka et in insulis Kurilensibus.

Holotypus: Kamtschatka, in viciniis pagi Esso, vallis fl. Uksiczan, declive ad boreali-boreali-occidentem expositum, 860 m s. m., schistosa magni-

lapidosa prope limitem superiorem *Pinus pumilae*, ad latera lapidum, in facie nuda 26 VI 1983, N 90, A. V. Dombrovskaja (LE).

Praeter holotypum specimina 16 scrupulosa examinata sunt.

Affinitas: Species *S. pendulo* Asah. affinis, a quo pseudopodetiis strictis, in pulvinulos rigidos aggregatis, surculis stoloniformibus subnullis, axibus principalibus latioribus complanatis, ramulis et phyllocladiis saepe distichis, phyllocladiis crassioribus et sporis angustioribus differt; species *S. tennesseensi* Magn. et *S. depreaultii* Del. ex Nyl., similis est, a quibus acido porphyrylico (nec lobarico), axibus principalibus valde complanatis (nec in ramificatione tantum), ramulis et phyllocladiis saepe distichis, a priore praeterea phyllocladiis globosis parvis numerosis, disco impresso et margine apotheciorum juvenilium crasso, a posteriore vero phyllocladiis et ramulis phyllocladioideis protractis necnon habitu pulviniformi spinoso differt.

Таллом образует довольно рыхлые, колючие, жесткие торчащие подушечки до 5 см в диам., легко распадающиеся при срезании, с узкой площадочкой прикрепления псевдоподециев. Псевдоподеции, как правило, с односторонним расположением филлокладиев на спинной стороне, (2) 3—4 (5) см дл., валковатые, 0.5—1 мм толщ., но в основном, особенно в средних частях, сплюснутые, 1.2—2 (3.5) мм шир. Стволики обычно почти от основания разделяются на 2—3 равнозначные ветви, выше часто пучковидно ветвящиеся, редко образующие вытянутые, столонообразные побеги, почти лишенные боковых ответвлений, голые, лишь вверху иногда шероховатые или с тонким сероватым паутинистым налетом, в нижних частях обычно как бы продольно поцарапанные, цвета слоновой кости до светло-коричневых, реже чуть сероватые, но темнее беловатых филлокладиев или коричневые, в основании темно-коричневые или черноватые. В сплюснутых участках стволики часто желобчато вогнутые, иногда с продольной, более или менее ясной трещиной и тогда обычно с двурядным расположением филлокладиев и боковых ответвлений. По этой трещине стволик может расщепляться на самостоятельные, соединенные вверху и внизу ветви, имеющие вид анастомозов. Часто развиваются и настоящие анастомозы в виде срастающихся веточек или стволиков. Для большинства образцов характерны заостренные окончания стволиков и боковых ответвлений, отчего подушечки выглядят колючими.

Для *S. spinosum* характерны филлокладии и филлокладиоидные веточки. Филлокладии существуют двух типов: в верхних частях псевдоподециев располагаются главным образом мелкие, беловатые, почти шаровидные, 0.025—0.15 (0.18) мм в диам., ниже — преимущественно вытянутые, короткопальцевидные и короткокоралловидные, (0.25) 0.4—1 (1.5) мм дл., 0.13—0.2 (0.3) мм толщ. Филлокладиоидные веточки (0.7) 1—1.5 (2.5—3) мм дл., 1—2 мм толщ., располагаются, как правило, на укороченных веточках, часто пучками на коротких ножках. Поверхность филлокладиев от гладкой до неясно бугорчатой (главным образом у филлокладиоидных веточек) (рис. 1).

Цефалодии обычно многочисленные, в основании, на боковых сторонах и концах боковых веточек, а также главным образом в средних частях основных стволиков чаще всего плотногроздевидные, зернистые до крупнозернистых, от серых до коричневых, но иногда плохо сформированные и тогда мелкозернистые, темные, коричневые и даже коричнево-черные, изредка типа *S. paschale* (L.) Hoffm., (0.2) 0.5—1 (1.8) мм в диам., со *Stigonema* (крупные клетки 8.75—11.25 мкм в диам.).

Апотеции встречаются нечасто и располагаются на концах псевдоподециев и на верхушках более или менее вытянутых ответвлений, простые, до 0.5—1.2 мм в диам., или разделенные на 2—4 доли и тогда до 3 (3.3) мм в диам., черно-коричневые или коричнево-черные, молодые с плоским или вдавленным диском и более светлым, сильно утолщенным шершавым краем, затем выпуклые, с подвернутыми на нижнюю сторону краями, часто более или менее ясно бугор-

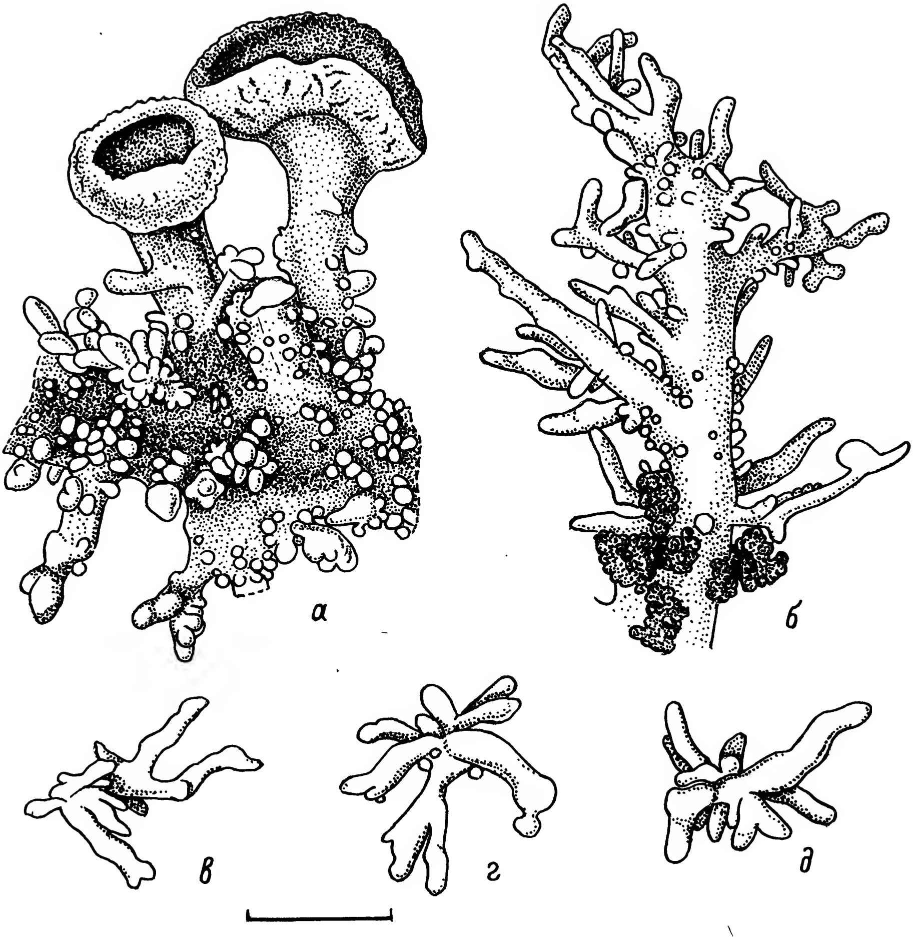


Рис. 1. *Stereocaulon spinosum* (типовой экземпляр).

а — фрагмент веточки псевдоподеция с апотециями; *б* — одно из верхних разветвлений; *г—е* — филлокладии Масштабная линейка — 1 мм.

чатые. Гимений светлый, 50—60 мкм толщ.; гипотеций 40—45 мкм толщ., светлый; эпигимений 13—15 мкм, светло-коричневый; парафизы головчатые. Споры (2) 4—6-клеточные, 26—44× (2.2) 2.8—3.3 мкм.

Лишайниковые вещества: атранорин и порфириловая кислота. От парафенилендиамина (Pd) слабо желтеет.

Голотип: Камчатка, окр. пос. Эссо, долина р. Уксичан, верховье первого правого притока, склон северо-северо-западной экспозиции. Крупнокаменная осыпь близ верхней границы кедровника, на 80 % покрытая лишайниками с преобладанием стереокаулонов, 860 м над ур. м.; на боковых сторонах камней, на голой поверхности, 26 VII 1983, № 90, А. В. Домбровская.

Произрастает на несколько замшелых курумниках у верхней границы пояса кедрового стланика, преимущественно по склонам северных экспозиций, часто вместе со *S. paschale* (L.) Hoffm., *S. subcoralloides* Nyl., *S. wrightii* Tuck. или *S. apocalypticum* Nyl. и *S. vesuvianum* Pers., на голых верхних поверхностях и гранях крупных камней.

Камчатка, окр. пос. Эссо, Курильские о-ва (Шикотан, Кунашир, Итуруп).

S. spinosum относится к секции *Botryoideum* G. T. Jons. и стоит ближе всего к *S. pendulum* Asah., *S. dendroides* Asah., *S. canescens* Kashiwadani,

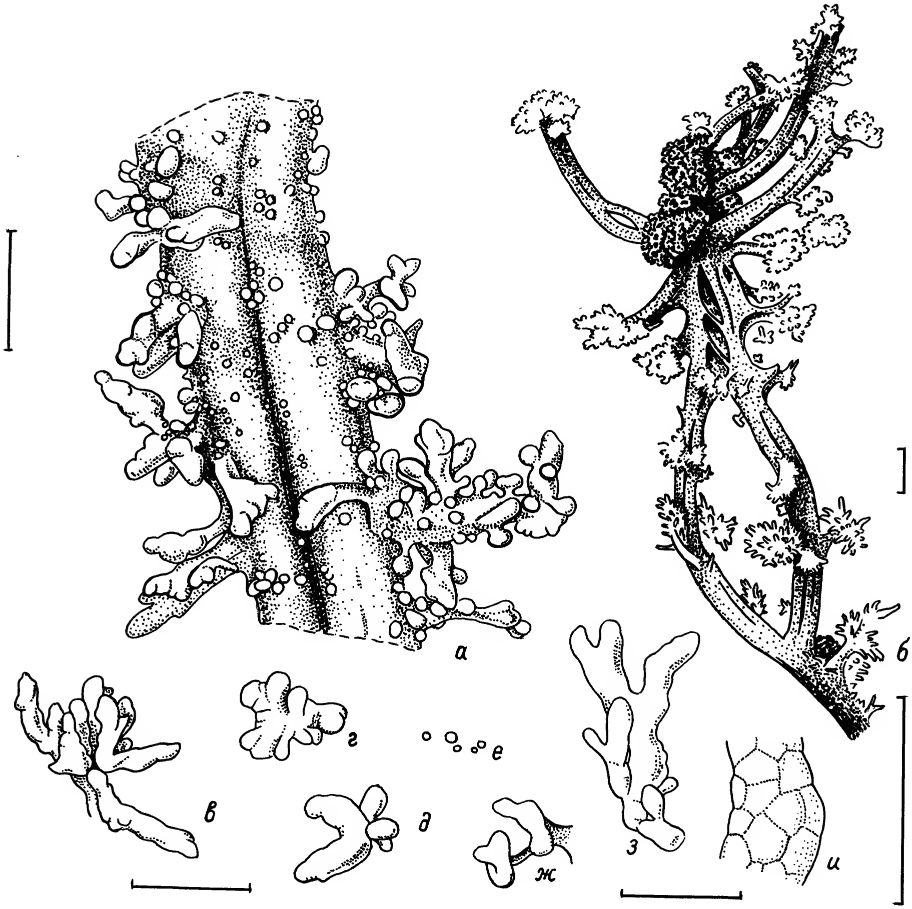


Рис. 2. *Stereocaulon spinosum.*

а — фрагмент крупной ветви псевдоподеция с сидящими по краям веточками, видна продольная трещина, вид со спинной стороны; *б* — псевдоподеций с разошедшимися по трещине боковыми частями стволика и пучковидным ветвлением верхушки; *в—з* — филлокладии; *и* — участок нижнего филлокладия. Масштабные линейки: *и* — 0.5, остальные — 1 мм.

с которыми его объединяет наличие порфириловой кислоты. Наибольшее сходство имеет с видами *S. pendulum* и *S. dendroides*, от которых отличается двурядным расположением филлокладиев и веточек с заостренными, а не притупленными кончиками, отчего он выглядит колючим, а также более мелкими и узкими спорами. Кроме этого, для *S. pendulum* характерны свисающие, вялые, столонообразные побеги; у *S. dendroides* преобладают в основном коралловидные филлокладии, а округлые почти отсутствуют. *S. canescens*, найденный пока только в Японии, отличается от этих 3 видов наличием первичного слоевища, более мелкими размерами псевдоподециев (до 1.3—2 см) и по другим признакам (рис. 2).

Вид *S. spinosum* может быть спутан с видами секции *Stereocaulon* — *S. depreaultii* Del. ex Nyl. и *S. tennesseense* Magh., не найденным пока на территории России, от которых, однако, отличается не только по секционным признакам, но и наличием порфириловой кислоты и более сплюснутыми стволиками с двурядным расположением филлокладиев и веточек. Последний признак может быть выражен нечетко. Кроме того, различия заключаются в том, что *S. depreaultii* выглядит колючим и у него сравнительно слабо развиты округлые филлокладии, которые обильно покрывают псевдоподеции *S. depreaultii*, а у *S. tennesseense* вообще отсутствуют.

В заключение выражаю благодарность И. М. Антоновой (Полярно-альпийский ботанический сад-институт) за сделанные срезы апотециев и И. А. Шапиро (Ботанический институт РАН) за проведение химического анализа.

Полярно-альпийский
ботанический сад-институт
Кировск

Получено 6 II 1992

УДК 582.972 : 581.9(479)

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 10

А. Д. Михеев

КОНСПЕКТ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *RUBIACEAE* ФЛОРЫ КАВКАЗА

A. D. MIKHEYEV. THE SYNOPSIS OF THE FAMILY *RUBIACEAE* OF THE CAUCASIAN FLORA

Приведен список дикорастущих и натурализовавшихся видов сем. *Rubiaceae* флоры Кавказа с синонимикой и указанием распространения.

Для составления настоящего конспекта использовались гербарии LE, TBI, Ставропольского ботанического сада, Пятигорского фармацевтического института, собственные сборы по Кавказу. Материал (в отношении районов распространения, синонимики и приводимой литературы) изложен в соответствии с правилами, установленными для издания «Конспект флоры Кавказа» (Меницкий, 1991, а, б; 1992).

Rubiaceae Juss.

1. *Oldenlandia* L.

1. *O. hedyotoides* (Fisch. et Mey.) Boiss. 1875. — *Karamyschewia hedyotoides* Fisch. et Mey. 1838. — *Oldenlandia capensis* var. *pleiosepala* Bremekamp, 1952, Verh. Konin. Nederl. Akad. Wet., Afd. Natuurk. 48 : 267. — ЗЗ; ВЗ; Т.

2. *Jaubertia* Guill.

1. *J. szowitsii* (DC.) Takht. 1972. — *Gaillonia szowitsii* DC. 1830. — *Neogaillonia szowitsii* (DC.) Lincz. 1973. — ВЗ; ЮЗ.

3. *Sherardia* L.

1. *Sh. arvensis* L. 1753. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т.

4. *Crucianella* L.

Sect. *Roseae* Bornm.

1. *C. gilanica* Trin. 1818.
    - 1a. *C. gilanica* subsp. *gilanica*. — Т.
    - 1b. *C. gilanica* subsp. *transcaucasica* (Ehrend.) T. N. Popova et Takht. 1972. — ВЗ; ЮЗ.
2. *C. colchica* Manden. 1953. — *C. gilanica* subsp. *pontica* (Ehrend.) Ehrend. 1979, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 37 : 244. — ЗЗ.
3. *C. suaveolens* C. A. Mey. 1831. — Т.

4. *C. sosnowskyi* Grossh. 1945, in sched.; Гроссгейм, 1949, Опред. раст. Кавк.: 246 (descr. ross.). — Affinis *C. suaveolenti* C. A. Mey., sed inflorescentia angustiore et laxiore, bracteis basi distincte contractis, corollis semper glabris, area geographica differt.

Typus: Regio Batum. distr. Artvin, in fauce Ardanucz-su, loco Gorgota-Chan circa, in declivis lapidosis, 12 VII 1911, N 5734, G. Woronow (LE!).

Тип: [Турция] б. Батумская обл., Артвинский округ, ущелье Ардануч-су близ урочища Горгота-хан, каменистые склоны, 12 VII 1911, № 5734, Ю. Воронов (LE!). — ЗЗ.

Sect. *Crucianella*

5. *C. exasperata* Fisch. et Mey. 1837. — *C. hispidula* Fisch. et Mey. 1835, non Decne. 1834. — ЮЗЗ; ЮЗ; Т.
6. *C. chlorostachys* Fisch. et Mey. 1835. — ЦЗ; ВЗ; ЮЗ.
7. *C. angustifolia* L. 1753. — ВК; СЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЗП; ЗК; ЦК.

5. *Phuopsis* (Griseb.) Hook. f.

1. *Ph. stylosa* (Trin.) Hook. f. 1853. — *Crucianella stylosa* Trin. 1818. — *Laxmannia fasciculata* S. G. Gmel. ex Trin. 1818 (pro syn.). — ЗЗ (заносное ?); Т.

6. *Asperula* L.

Sect. *Cruciana* Griseb.

1. *A. molluginoides* (Bieb.) Reichenb. 1831. — *Crucianella molluginoides* Bieb. 1808. — ЗК; ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.
2. *A. prostrata* (Adam) C. Koch, 1851. — *Crucianella prostrata* Adam, 1805. — *C. aspera* Bieb. 1808. — *Asperula aspera* (Bieb.) Boiss. 1875. — *A. laxiflora* Boiss.

2a. *A. prostrata* subsp. *prostrata*. — ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

2b. *A. prostrata* subsp. *albovii* (Manden.) A. D. Mikheev comb. nov. — *A. albovii* Manden. 1953, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 17 : 60. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ.

3. *A. glomerata* (Bieb.) Griseb. 1844. — *Crucianella glomerata* Bieb. 1808.

3a. *A. glomerata* subsp. *glomerata*. — ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

3b. *A. glomerata* subsp. *bracteata* (Boiss.) Ehrend. 1948, Ann. Nat. Mus. Wien, 56 : 218. — *Crucianella bracteata* Boiss. 1843, Diagn. Pl. Or. Ser. 1, 3 : 29. — *Asperula hirsutiuscula* Pobed. 1958. — ВЗ.

Sect. *Hexaphyllae* Klok.

4. *A. taurica* Pacz. 1890. — СЗЗ.

Sect. *Cynanchicae* (DC.) Boiss.

5. *A. stevenii* V. Krecz. 1934. — ЗП; ВП; ЦК.
6. *A. lipskyana* V. Krecz. aggr.

6a. *A. lipskyana* V. Krecz. 1934. — *A. markothensis* Klok. 1958. — ЗК; СЗЗ.

6b. *A. vestita* V. Kresz. 1934. — СЗЗ.

7. *A. biebersteinii* V. Krecz. aggr.

7a. *A. biebersteinii* V. Krecz. 1934. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК.

7b. *A. pedicellata* Klok. 1958. — ЦК.

Примечание. Указание на распространение этой таксономически весьма сомнительной экологической расы также и в Дагестане (Клоков, 1958) следует считать ошибочным.

8. *A. alpina* Bieb. aggr.

8a. *A. alpina* Bieb. 1819. — ВК.

8b. *A. cristata* (Somm. et Levier) V. Krecz. 1934. — *A. cynanchica* var. *cristata* Somm. et Levier, 1900. — *A. dasyantha* Klok. 1958. — ЗК; ЦК; ВК.

8c. *A. accrescens* Klok. 1958. — ЗК; ЦК.

Примечание. Многие экземпляры, относимые М. В. Клоковым к этому виду, можно определять как *A. biebersteinii*, а частично и как *A. cristata.*

8d. *A. intersita* Klok. 1958. — ЗК; ЗЗ.

Примечание. С одинаковым успехом этот морфологический, неясно обособленный вид может быть отнесен и к следующему агрегату.

9. *A. pontica* Boiss. aggr.

9a. *A. pontica* Boiss. 1875. — ЗЗ.

9b. *A. abchasica* V. Krecz. 1934. — *A. cynanchica* var. *alpicola* Albov, 1895. — ЗК; СЗЗ; ЗЗ.

9c. *A. kemulariae* Manden. 1953. — ЗЗ. Указан для ВК.

Примечание. Вопреки Клокову, причислявшему этот таксон к ряду *Pseudograveolentes*, его следует считать близким по родству к виду *A. abchasica*, от которого он отличается только высокорослостью, обусловленной обитанием в тенистых местах низкогорий.

10. *A. affinis* Boiss. et Huet, 1856. — ЮЗЗ.

Примечание. Эта морфолого-географическая раса близка, с одной стороны, к *A. alpina*, с другой — к *A. pontica* и могла бы быть с одинаковым основанием отнесена к соответствующим агрегатам.

11. *A. graveolens* Bieb. ex Schult. et Schult. fil. aggr.

11a. *A. graveolens* Bieb. ex Schult. et Schult. fil. 1827. — ВП.

11b. *A. diminuta* Klok. 1958. — ВК.

Примечание. Этот таксон занимает промежуточное положение между *A. graveolens* и *A. danilewskiana* Basin., больше тяготея все же к последнему.

Sect. *Glabella* Griseb.

12. *A. taurina* L. 1753.

12a. *A. taurina* subsp. *caucasica* (Pobed.) Ehrend. 1979. Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 37 : 248. — *A. caucasica* Pobed. 1958. — *A. propinqua* Pobed. 1958. — ЗП; ЗК; ЦК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т.

Примечание. Встречающуюся в СЗЗ (Натухаевское лесничество в районе Анапы) *A. propinqua* Pobed. 1958 следует считать цветовой формой *A. taurina* subsp. *caucasica.*

Sect. *Graciles* A. D. Mikheev sect. nov.

Plantae perennes caudice multicipite, foliis tetrameris uninerviis, floribus infundibularibus in dichasis 3—5-floro apice caulis et in axilis bractearum, pedicellis brevibus maturitate incrassatis et recurvatis, staminis inclusis.

Typus: *Asperula gracilis* C. A. Mey.

13. *A. gracilis* C. A. Mey. 1831. — *A. ovalifolia* Boiss. et Huet, 1856. — *Galium pseudopolycarpon* Somm. et Levier. 1894. — ЗК; ЦК; ЗЗ; ЮЗЗ.

Sect. *Asperula*

14. *A. arvensis* L. aggr.

14a. *A. arvensis* L. 1753. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ВЗ; ЮЗЗ.

14b. *A. setosa* Jaub. et Spach, 1844. — *A. arvensis* subsp. *setosa* (Jaub. et Spach) Thieb. 1940, Mém. Inst. Egypte, 40 : 187. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

14c. *A. orientalis* Boiss. et Hohen. 1843, in Boiss. Diagn. Pl. Or. Ser. 1, 3 : 30. — *A. azurea* Jaub. et Spach, 1844. — *A. arvensis* subsp. *orientalis* (Boiss. et Hohen.) Thieb. 1940, Mém. Inst. Egypte, 40 : 187. — ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

7. *Leptunis* Stev.

1. *L. trichodes* (J. Gay) Schischk. 1958. — *Asperula trichodes* J. Gay. 1830. — ЮЗ; Т.

8. *Galium* L.

Sect. *Platygalium* W. Koch

1. *G. rotundifolium* L. 1753. — *G. scabrum* auct. non L.: Победимова, 1958. — ЗК; ЗЗ; ЦЗ; ЮЗЗ; Т.
2. *G. boreale* L. 1753. — ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.
3. *G. rubioides* L. 1753. — *G. articulatum* Lam. 1792. — *G. geniculatum* Roem. et Schult. 1818. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.
4. *G. valantioides* Bieb. 1808. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ.

Sect. *Hylaea* (Griseb.) Ehrend.

5. *G. odoratum* (L.) Scop. 1771. — *Asperula odorata* L. 1753. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

Sect. *Trachygalium* K. Schum.

6. *G. rivale* (Smith) Griseb. 1844. — *Asperula rivalis* Smith, 1806.
    6a. *G. rivale* subsp. *rivale*. — ЗК; ЦК; ВК.
    6b. *C. rivale* subsp. *aparine* (Bieb.) A. D. Mikheev comb. nov. — *Asperula aparine* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 102. — *Galium pseudorivale* Tzvel. 1981, Нов. сист. высш. раст. 18 : 255. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.
7. *G. uliginosum* L. 1753. — ЦК; ВК; ЦЗ; ЮЗ. Указан для ЗП.

Sect. *Aparinoides* (Jord.) Gren.

8. *G. palustre* L. aggr.
    8a. *G. palustre* L. 1753. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ЮЗ; Т.
    8b. *G. debile* Desf. 1818, Obs. Fl. Angers: 134. — *G. krymense* Pobed. 1958. — СЗЗ; ЗЗ.
    8c. *G. elongatum* C. Presl. 1822. — ЗП; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; Т.
9. *G. saturejifolium* Trev. 1816. — ВП.

Sect. *Brachyantha* (Boiss.) Pobed.

10. *G. humifusum* Bieb. aggr.
    10a. *G. humifusum* Bieb. 1808. — *Asperula humifusa* (Bieb.) Bess. 1814. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.
    10b. *G. lenkoranicum* A. D. Mikheev sp. nov. — *Asperula lenkoranica* Pachomova, in sched. Affine *G. humifuso* Bieb., sed tubo corollae limbo longiore, indumento dense setoso plantae totae (includis mericarpiis), foliis margine revolutis, area geographica differt.

    Typus. Talysch, prope pagum Chodzhadoy (1—2 km occid.), in declivis lapidoso-schistosis siccis, ad ripas rivuli, 17 VII 1931, N 666, G. Matveeva (LE!).

    Тип: Талыш. На З[апад] от с. Ходжадой, в 1—2 км, пологие склоны, почвы щебневато-каменистые, сухие, по ручью и по берегу, 17 VII 1931, № 666, Г. Матвеева (LE!). — ВЗ; Т.

Sect. *Galium*

11. *G. verum* L. aggr.
    11a. *G. verum* L. 1753. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.
    11b. *G. ruthenicum* Willd. 1797. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.
    11c. *G. atropatanum* Grossh. 1950. — ВЗ; ЮЗ.
    11d. *G. glabrescens* (Ehrend.) A. D. Mikheev comb. nov. — *G. verum* subsp. *glabrescens* Ehrend. 1977, Pl. Syst. Evol. 127 : 304. — ЗЗ; ЮЗ.
12. *G. consanguineum* Boiss. 1846.
    12a. *G. consanguineum* subsp. *majmechense* (Bordz.) A. D. Mikheev comb. nov. — *G. majmechense* Bordz. 1927, Вісн. Київ. бот. саду, 5-6 : 21. — ВК; ЦЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.
13. *G. fistulosum* Somm. et Levier, 1894. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ВЗ.
14. *G. anfractum* Somm. et Levier, 1894. — ЗК; ЦК; ВК.

15. *G. kuetzingii* Boiss. et Buhse, 1860. — *G. meyeri* Grossh. 1920. —ЮЗ; Т.

Sect. *Leiogalium* (DC.) Ledeb.

16. *G. mollugo* L. aggr.

16a. *G. mollugo* L. 1753. — ЗК; ЦК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ.

16b. *G. album* Mill. 1768, Gard. Dict., ed. 8, N 7. — *G. erectum* auct. non Huds. 1762: Huds. 1778, Fl. Angl., ed. 2: 68. — ЗП; ВП; ЗК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

16c. *G. calcareum* (Albov) Pobed. 1958. — *G. erectum* var. *calcareum* Albov, 1895. — ЗК; ЦК; ЗЗ.

17. *G. flaviflorum* (Trautv.) A. D. Mikheev comb. nov. — *G. mollugo* var. *flaviflorum* Trautv. 1878, Тр. Петерб. бот. сада, 5, 2 : 439. — *G. aureum* auct. non Vis.: Гроссг. 1934; Победимова, 1958. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ.

Примечание. Я не счел возможным сохранять далее название *G. aureum* Vis. для растений Кавказа, тем более что оно является синонимом *G. firmum* Tausch, свойственного западной части Балканского п-ова (Ehrendorfer, Krendl, 1976).

18. *G. subuliferum* Somm. et Levier, 1892. — ЗЗ; ВЗ.

19. *G. brachyphyllum* Roem. et Schult. 1818. — *G. brevifolium* Stev. 1812, non Smith. 1806. — ЗК; ЦК; ВК; ВЗ.

20. *G. caspicum* Stev. 1829. — Т.

Sect. *Asperuloides* Pobed.

21. *G. biebersteinii* Ehrend. aggr.

21a. *G. biebersteinii* Ehrend. 1975, Pl. Syst. Evol. 124 : 174. — *Asperula galioides* Bieb. 1808, p. p., nom. illegit. — *A. glauca* auct. non Bess.: Гроссг. 1934, p. p. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЦЗ.

21b. *G. octonarium* (Klok.) Soó, 1963, Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 9, 3-4 : 427. — *Asperula octonaria* Klok. 1957. — ЗП; ВП.

Sect. *Orientigalium* Ehrend.

22. *G. hyrcanicum* C. A. Mey. aggr.

22a. *G. hyrcanicum* C. A. Mey. 1831. — *G. grossheimii* Pobed. 1958. — *G. kurdicum* auct. non Boiss. et Hohen.: Гроссг. 1934. — ВЗ; ЮЗ; Т.

22b. *G. xylorrhizum* Boiss. et Huet, 1856, in Boiss., Diagn. Pl. Or., Ser. 2, 2 : 115; Шанцер, 1989, Нов. сист. высш. раст. 26 : 155. — ЦЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

22c. *G. czerepanovii* Pobed. 1958. — ЮЗ.

22d. *G. achurense* Grossh. 1950. — ЮЗ.

22e. *G. mite* Boiss. et Hohen. 1843. — ЮЗЗ; ЮЗ.

22f. *G. bullatum* Lipsky, 1894. — ЮЗ.

23. *G. vartanii* Grossh. 1929. — ВК; ВЗ.

24. *G. oshtenicum* Ehrend. et Schanzer in sched. A *G. vartanio* corollis minoribus 4—4.5 mm diam. (non 5—7 mm), foliis minoribus aquimagnis, inflorescentia (immatura) non excedente (non segregata), area geographica differt.

Typus: Caucasus occidentalis, mons Oshten, pedes orientalis, alt. 2500—2700 m s. m., 14 VII 1981, G. Menitzky, T. Popova et al. (LE!).

Тип: Западный Кавказ, Краснодарский край, гора Оштен, восточное подножие, высота 2500—2700 м над ур. м., 14 VII 1981, Ю. Меницкий, Т. Попова и др. (LE!). — ЗК; ЦК.

25. *G. praemontanum* T. Mardaleyschvili, 1985, Бот. журн. 70, 2 : 263. — ЦЗ; ВЗ.

Примечание. Т. К. Мардалеишвили (цит. соч.) сближает свой вид с *G. pumilum* Murr., относимым к секции *Leptogalium* Lange. На наш взгляд, его следует включить в секцию *Orientigalium* Ehrend. В пользу этого особенно свидетельствует облик *G. praemontanum* var. *armazicum* T. Mardaleyschvili.

26. *G. grusinum* Trautv. 1881. — *G. incanum* Smith subsp. *elatius* (Boiss.) Ehrend. 1951, Österr. Bot. Zeitschr. 98 : 449. — ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ.

Sect. *Leptogalium* Lange

27. *G. kiapazi* Manden. 1953. — ВЗ; ЮЗ.

Примечание. И. Шанцер (1989) считает этот вид идентичным *G. tianschanicum* M. Pop.

Sect. *Jubogalium* Ehrend.

28. *G. setaceum* Lam. aggr.
  28a. *G. decaisnei* Boiss. 1845. — ВЗ; ЮЗ.
  28b. *G. eldaricum* Grossh. 1944. — ВЗ.

Sect. *Kolgida* Dumort.

29. *G. aparine* L. aggr.
  29a. *G. aparine* L. 1753. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.
  29b. *G. vailantii* DC. 1805. — *G. spurium* auct. non L.: Победимова, 1958, p. p. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.
  29c. *G. ibicinum* Boiss. et Hausskn. 1875, in Boiss., Fl. Or. 3 : 70. — *G. spurium* subsp. *ibicinum* (Boiss. et Hausskn.) Ehrend. 1977, Pl. Syst. Evol. 127 : 305. — ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

30. *G. tricornutum* Dandy, 1957, Watsonia, 4, 1 : 47. — *G. tricorne* Stokes, 1787, p. p. excl. typo. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

31. *G. ghilanicum* Stapf, 1886, Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat. Kl. 50 : 53. — *G. transcaucasicum* Stapf, 1886. — *G. anglicum* auct. non Huds.: Гроссг. 1934. — ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ.

32. *G. chloroleucum* Fisch. et Mey. 1835. — ЮЗ.

33. *G. tenuissimum* Bieb. 1808. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

34. *G. verticillatum* Danth. ex Lam. 1788. — ЗП; ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ.

35. *G. murale* (L.) All. 1785, Fl. Pedem. 1 : 8. — *Sherardia muralis* L. 1753. — *Galium apsheronicum* Pobed. 1958. — ВЗ.

9. *Callipeltis* Stev.

1. *C. cucullaria* (L.) Stev. 1829. Mém. Soc. Nat. Moscou, 7 : 275. — *Valantia cucullaria* L. 1755, in Jusl., Cent. Pl. 1 : 33. — *Callipeltis cucullaris* (L.) DC. 1830. — ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

10. *Cruciata* Hill

1. *C. glabra* (L.) Ehrend. 1958. — *Valantia glabra* L. 1762. — *Galium vernum* Scop. 1772. — *G. elbrussicum* Pobed. 1958. — ЗК; ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

2. *C. laevipes* Opiz, 1852. — *Galium cruciata* (L.) Scop. 1772. — *Valantia cruciata* L. 1753. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

3. *C. taurica* (Willd.) Soó aggr.
  3a. *C. taurica* (Willd.) Soó, 1965. — *Valantia taurica* Willd. 1806. — *Cruciata taurica* (Pall.) Ehrend. 1958, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 22, 4 : 393, nom invalid. — *C. taurica* (Pall. ex Willd.) Ehrend. 1982, Fl. Turkey, 7 : 852, comb. superfl. — ЗК; ЦК; СЗЗ.
  3b. *C. humifusa* (Willd.) A. D. Mikheev comb. nov. — *Valantia humifusa* Willd. III—IV 1806, Sp. Fl. ed. 4, 4, 2 : 949. — *Galium humifusum* (Willd.) Stapf, 1885, non Bieb. 1808. — *Cruciata coronata* (Smith) Ehrend. 1958, comb. invalid. — *Galium coronatum* Smith, X—XI 1806, nom. superfl. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.
  3c. *C. armeniaca* A. D. Mikheev sp. nov. — Affinis *C. tauricae* (Willd.) Soó, sed indumento plantae totae e setis parvulis rigidis curvatis, area geographica differt.

  Typus: Armenia, distr. Vedi, vicinis pagi Biralu, 28 V 1961, A. Takhtadjan, Ja. Mulkidjanjan, N. Snigirewskaja (LE!).

  Тип: АрмССР, Techинский р-н, с. Биралу-Чанахчи, окр. с. Биралу, 28 V 1961, А. Тахтаджян, Я. Мулкиджанян, Н. Снигиревская (LE!). — ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.
  3d. *C. valentinae* (Galushko) Galushko, 1975, Нов. сист. высш. раст. 13 : 254. — *Galium valentinae* Galushko, 1971. — *G. rugosum* Galushko, 1971. — *Cruciata rugosa* (Galushko) Galushko, 1975, цит. соч.: 254. — ЗК; ЦК; ВК; ВЗ.

4. *C. sosnowskyi* (Manden.) Pobed. 1971. — *Galium sosnowskyi* Manden. 1947. — *G. coronatum* var. *isophyllum* Boiss. 1875. — *G. sevanense* Pobed. 1958. — ЮЗЗ; ЮЗ.
5. *C. pedemontana* (Bellardi) Ehrend. 1958. — *Valantia pedemontana* Bellardi, 1788. — *Galium pedemontanum* (Bellardi) All. 1789. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т.
6. *C. articulata* (L.) Ehrend. 1958. — *Valantia articulata* L. 1753. — *Galium articulatum* (L.) Roem. et Schult. 1818, non Lam. 1792. — *G. cordatum* Roem. et Schult. 1918. — ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

11. *Valantia* L.

1. *V. muralis* L. 1753. — *V. hispida* auct. non L.: Ledeb. 1844. an p. p.? — Кавказ (без указания автора и места сбора). Указан для ЗЗ; ЦЗ.

12. *Rubia* L.

1. *R. tinctorum* L. 1753. — *R. iberica* (Fisch. ex DC.) C. Koch, 1851. — *R. petiolaris* (Somm. et Levier) G. Woronow ex Grossh. 1949. — ВП; ЗК; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

Примечание. По мнению F. Ehrendorfer и E. Schönbeck-Temesy (1982 : 861), это растение в Европе является, скорее всего, натурализованным, поэтому нет оснований выделять особый вид с Ближнего Востока.

2. *R. tatarica* (Trev.) Fr. Schmidt, 1868. — *Galium tataricum* Trev. 1816. — ЦК; ЦЗ. Указан для ЗП; ВП.
3. *R. transcaucasica* Grossh. 1929. — ВЗ (Н. Кур.).
4. *R. rigidifolia* Pojark. 1958. — *R. pauciflora* auct. non Boiss.: Гроссг. 1934. — *R. kotschy* auct. non Boiss.: Гроссг. 1934. — ЮЗ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дмитриева А. А. Определитель растений Аджарии. 2-е изд. Т. 1. Тбилиси: Мецниереба, 1990. 328 с. — *Клоков М. В. Asperula* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. 23. С. 690—709. — *Колаковский А. А.* Растительный мир Колхиды. М.: Изд-во МГУ, 1961. 462 с. — *Косенко И. С.* Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М.: Колос, 1970. 614 с. — *Линчевский И. А., Победимова Е. Г., Пояркова А. И.* Сем. *Rubiaceae* Juss. // Флора Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1961. Т. 8. С. 1—53. — *Манденова И. П.* Сем. *Rubiaceae* // Флора Грузии. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1952. С. 1—41. — *Манденова И. П.* Сем. *Rubiaceae* // Флора Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1973. С. 50—102. — *Меницкий Ю. Л.* Проект «Конспекта флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991а. Т. 75. № 11. С. 1513—1521. — *Меницкий Ю. Л.* Конспект семейства *Apiaceae* (*Umbelliferae*) флоры Кавказа // Бот. журн. 1991б. Т. 76. № 12. С. 1749—1764. — *Меницкий Ю. Л.* Конспект видов семейства *Lamiaceae* (*Labiatae*) флоры Кавказа // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 73—78. — *Очиаури Д. А.* Конспект флоры Пирикити Хевсурети. Тбилиси: Мецниереба, 1981. 120 с. — *Танфильев В. Г., Кононов В. Н.* Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь: Ставрополькраймашинформ, 1987. 114 с. — *Шанцер И. А.* Заметки о кавказских подмаренниках (*Galium* L., *Rubiaceae*) секции *Orientigalium* Ehrend. // Нов. сист. высш. раст. 1989. Т. 26. С. 151—157. — *Ehrendorfer F., Krendl F. Galium* (Sect. *Leiogalium* Ledeb.) // Flora Europaea. Cambridge: Univ. Press, 1976. Vol. 4. P. 23—28. — *Ehrendorfer F., Schönbeck-Temesy E. Rubiaceae* // Flora of Turkey and East Aegean Island. Edinburgh: Univ. Press, 1982. Vol. 7. P. 722—861.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 IV 1992

УДК 582.949.1

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 10

А. Л. Буданцев

ОБЗОР ВИДОВ РОДА *NEPETA* (*LAMIACEAE*). СЕКЦИЯ *SPARTHONEPETA*

A. L. BUDANTSEV. A SYNOPSIS OF THE SPECIES OF THE GENUS *NEPETA* (*LAMIACEAE*). THE SECTION *SPARTHONEPETA*

Представлен систематический обзор (ключ для определения и аннотированный список) видов секции *Sparthonepeta* рода *Nepeta*.

Данная статья является продолжением серии публикаций (Буданцев, 1990а, б; 1991а, б; 1992а, б), посвященных систематике рода котовник — *Nepeta* L.

Sect. *Sparthonepeta* (Briq.) Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 164. — Sect. *Eunepeta* § *Sparthonepeta* Briq. 1896, in Engler und Prantl, Die natürl. Pflanzenfam. 4, 3a : 237. — Sect. *Pycnonepeta* § *Laxae* Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 376, p. excl. typo. — Sect. *Cataria* Benth. 1834, Lab. Gen. Sp.: 476, p. p. excl. typo; Rech. f. 1982, l. c.: 140, p. p. excl. typo. — Sect. *Capituliferae* (Benth.) Pojark. 1954, Фл. СССР, 20 : 334, p. p. excl. typo; Rech. f. 1982, l. c.: 131, p. p.

Лектотип: *N. glomerulosa* Boiss.

Соцветия рыхлые или плотные, продолговатые или яйцевидные, ложные мутовки сидячие или на коротких ножках. Прицветники от шиловидных до яйцевидно-эллиптических, острые или заостренные, короче или длиннее чашечки. Чашечка с согнутой трубкой, в зеве скошенная, зубцы треугольно-ланцетные, заостренные, венчик белый, палевый, фиолетовый, лиловый, розоватый, трубка короче или длиннее чашечки. Эремы бугорчатые. Полукустарнички или многолетние травы, стебли простые или разветвленные.

Секция *Sparthonepeta* в предложенном здесь объеме представляет собой комплекс преимущественно пригималайско-гиндукушских видов, из которых только *N. glomerulosa* достигает на западе своего ареала — гор Загроса в Иране. Состав этой секции нами значительно расширен по сравнению с таковым во «Flora Iranica» (Rechinger, 1982) как за счет кашмирских видов *N. mollis* Benth., *N. distans* Royle ex Benth., так и за счет видов, которые K. Rechinger рассматривал в составе секции *Nepeta* (*Cataria*): *N. schmidii* Rech. f., *N. rugosa* Benth., *N. griffithii* Hedge, *N. freitagii* Rech. f., *N. brachyantha* Rech. f. et Edelb., *N. amicorum* Rech. f., *N. paktiana* Rech. f.; секции *Capituliferae* (Benth.) Pojark.: *N. lagopsis* Benth. Действительно, некоторые виды секции *Sparthonepeta*, в частности *N. rugosa* и *N. brachyantha*, по характеру соцветия, форме прицветников и чашечки близки к средиземноморским представителям типовой секции, на что указывал и Rechinger. По-видимому, секция *Sparthonepeta* представляет собой узловое звено в системе рода *Nepeta*, давшее при расселении рода с востока на запад начало развитию групп родства видов, сконцентрированных вокруг *N. nepetella* L., *N. curviflora* Boiss. (секция *Nepeta*), *N. italica* L., *N. sibthorpii* Benth. (секция *Macrostegiae* (Boiss.) Rech. f.), *N. floccosa* Benth. и *N. olgae* Regel (секция *Capituliferae*). По форме прицветников к видам секции *Macrostegiae* наиболее близок вид *N. glomerulosa*, а между *N. schmidii*, *N. amicorum* и видами секции *Capituliferae* много общего: форма листьев, характер опушения, форма прицветников и чашечки. Развитие же самого комплекса *Sparthonepeta*, по нашему мнению, проходило под влиянием аридизации климата, что морфологически выразилось в усилении ксероморфных черт (мелколистность, плотное опушение, одревеснение оснований побегов). Эти признаки характерны для афганско-пакистанских видов *N. ru-*

gosa, N. schmidii, N. brachyantha и *N. praetervisa*, основная часть ареала которого расположена на западе Пакистана, а также для большинства рас вида *N. glomerulosa*, распространенного в Иранском нагорье и Гиндукуше.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ СЕКЦИИ *SPARTHONEPETA*

1. Верхние стеблевые листья и прицветники по форме одинаковые, последние лишь меньшие по размерам . . . . 2.
+ Прицветники отличаются от верхних стеблевых листьев по форме, консистенции и размерам . . . . 4.
2. Стебли 20—60 см выс., черешки нижних листьев короче пластинок . . . 3.
+ Стебли 10—15 см выс., черешки нижних листьев равны пластинкам . . . . 11. *N. brachyantha.*
3. Зубцы чашечки около 0.5 мм дл., из которых иногда развит лишь один . . . . 12. *N. suavis.*
+ Зубцов чашечки всегда 5, более длинных . . . . . . 10. *N. rugosa.*
4. Прицветники эллиптически-ланцетные, яйцевидно-ланцетные, перепончатые, по краю окаймленные и окрашенные . . . . 5.
+ Прицветники ланцетные, линейно-ланцетные, зеленые, если по краю окаймленные, то неокрашенные . . . . 7.
5. Листья 6—9 см дл., прицветники 4—6 мм шир., яйцевидно-ланцетные . . . . 13. *N. bellevii.*
+ Листья более короткие, прицветники эллиптически-ланцетные, 1—3 мм шир. . . . . 6.
6. Ложные мутовки 5—15-цветковые . . . . 14. *N. glomerulosa.*
+ Ложные мутовки 20—30-цветковые . . . . . . 15. *N. praetervisa.*
7. Соцветия яйцевидные, плотные, стебли 10—20 см выс. . . . . 8.
+ Соцветия продолговатые, в нижней и средней частях более или менее рыхлые, стебли более высокие . . . . 9.
8. Листья яйцевидные, крупно зубчато-городчатые, зубцы чашечки равны трубке, растения длинно оттопыренно опушенные . . . . 8. *N. lagopsis.*
+ Листья округло-яйцевидные, мелкогородчатые, зубцы чашечки значительно короче трубки, растения более или менее коротко плотно опушенные . . . . 7. *N. amicorum.*
9. Венчик палевый или белый . . . . 10.
+ Венчик фиолетовый, лиловый, розоватый . . . . 11.
10. Чашечка 6 мм дл., листья сверху рассеянно опушенные, зеленые . . . . 5. *N. freitagii.*
+ Чашечка 9—10 мм дл., листья сверху густо коротко опушенные, сероватые . . . . 6. *N. schmidii.*
11. Чашечка 5—10 мм дл. . . . . 12.
+ Чашечка 3—4 мм дл. . . . . 9. *N. paktiana.*
12. Чашечка 8—10 мм дл., трубка опушена простыми и железистыми волосками, венчик розоватый . . . . 13.
+ Чашечка 5—7 мм дл., трубка опушена длинными простыми волосками и сидячими железками, венчик лиловый . . . . 14.
13. Прицветники в 1.5—2 раза короче чашечки, зубцы чашечки около 1 мм дл., стебли в основании коротко опушенные . . . . 1. *N. distans.*
+ Прицветники равны или почти равны чашечке, зубцы чашечки 2—3 мм дл., стебли в основании оттопыренно опушенные . . . . . 2. *N. mollis.*
14. Листья выемчато-зубчатые, венчик 10—12 мм дл. . . . . 4. *N. griffithii.*
+ Листья мелкогородчатые, венчик 6—7 мм дл. . . . . . . 3. *N. ciliaris.*

Subsect. 1. *Griseae* A. Budantz. subsect. nov. — Inflorescentiae compactae oblongae vel ovatae, verticillastri sessiles vel subsessiles. Bracteae lineari-lanceolatae, corolla helvola vel lilacea.

Typus: *N. distans* Royle ex Benth.

Соцветия плотные, продолговатые или яйцевидные, ложные мутовки сидячие или почти сидячие. Прицветники линейно-ланцетные, венчик палевый или лиловый.

Тип: *N. distans* Royle ex Benth.

1. *N. distans* Royle ex Benth. 1833, Hook. Bot. Misc.: 379; Hook f. 1888, Fl. Brit. Ind. 4 : 660. — *N. prainii* Duthie, 1901, Ann. Bot. Gard. (Calcutta), 9 : 63; Hedge and Lamond, 1968, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 2 : 117; Stewart, 1972, Ann. cat. vasc. pl. West. Pakist.: 625; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 173.

Описан из Западных Гималаев: «Syen Range and Mussoree, Royle» (K).

На каменистых склонах и осыпях, 700—2500 м над ур. м.

Распространение. Афганистан (Нуристан), Пакистан (Читрал, Сват, Куррам), Индия (Кашмир).

2. *N. mollis* Benth. 1836, Lab. Gen. Sp.: 734; Hook. f. 1888, Fl. Brit. Ind. 4 : 660. — *N. prainii* auct. non Duthie: Stewart, 1972, Ann. cat. vasc. pl. West. Pakist.: 623, p. p. — *N. distans* auct. non Royle ex Benth.: Hedge, 1990, Fl. Pakist. 192 : 101, p. p.

Описан из Кашмира: «in valle Cashmeriano, Jacquemont» (P).

Произрастает на высотах 2100—3000 м над ур. м.

Распространение. Пакистан (сев.-вост.), Индия (Кашмир, Пенджаб).

3. *N. ciliaris* Benth. 1830, in Wall. Pl. As. Rar. 1 : 64; Hook. f. 1888, Fl. Brit. Ind. 4 : 661; Stewart, 1972, Ann. cat. vasc. pl. West. Pakist.: 619; Press, 1982, in Hara et al., Enum. Fl. Pl. Nepal, 3 : 159; Ohba, 1988, Himal. Pl. 1 : 39. — *N. leucophylla* Benth. 1934, Lab. Gen. Sp.: 476; Stewart, 1972, l. c.: 623; Press, 1982, l. c.: 159.

Тип. «Nepal, N 2082, Royle» (K).

Произрастает на высотах 2000—3900 м над ур. м.

Распространение. Индия (Гималаи), Непал.

Критический вид, типичные образцы которого, по мнению I. Hedge (1990), не соответствуют диагнозу и неотличимы от *N. distans*.

4. *N. griffithii* Hedge, 1968, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 2 : 114; Stewart, 1972, Ann. cat. vasc. pl. West. Pakist.: 622; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 147; Hedge 1990, Fl. Pakist. 192 : 99.

Тип: «W. Pakistan, Swat: between Malakand and Barikot, near Thana, 7000 m, VI 1965, N 1659, Lamond» (E).

Произрастает на высотах 700—1900 м над ур. м.

Распространение. Афганистан (Нуристан), Пакистан (Сват).

5. *N. freitagii* Rech. f. 1979, Candollea, 43 : 6; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 148.

Тип: «Afghanistan, Khost: in decl. occidentalibus jugi Kotal Terakai (Taraki) in silvis (*Quercus baloot*), 2100 m, 21 VIII 1967, N 1854, Freitag» (Herb. Freitag, isotypus G).

В группировках с участием видов *Olea, Pistacea, Quercus, Nannorrhos*, на известняках, 1350—2100 м над ур. м.

Распространение. Афганистан (вост.).

6. *N. schmidii* Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 143; Hedge, 1990, Fl. Pakist. 192 : 100.

Тип: «Pakistan, prov. de Chitral, Shogor, 1900 m, 19 X 1954, N 2405, R. Stewart» (G!).

Распространение. Пакистан (Читрал).

До сих пор был известен только по типовому материалу, однако в коллекции Гербария БИН РАН (LE) обнаружен еще один экземпляр *N. schmidii*, также собранный в Читрале («Chitral, Brog, 2500′, 5 VI 1895, N 16507, Surg.-Lt. Harris»). Rechinger (1982) приводит этот экземпляр под названием *N. praetervisa*, отмечая при этом, что он отличается от типичных *N. praetervisa* более длинной, оттопыренно опушенной чашечкой и более узкими прицветниками. Сравнивая названное читральское растение с типом *N. schmidii*, мы пришли к выводу об их идентичности.

7. *N. amicorum* Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 150; Hedge, 1990, Fl. Pakist. 192 : 100.

Тип: «Afghanistan, prov. Nangarhar: Torkham, rock crevices in shade, 1700 m, 30 IV 1969, N 7437, I. Hedge, P. Wendelbo, L. Ekberg») (GB!, isotypus E).

Распространение. Афганистан (вост.), Пакистан (сев.-зап.).

Известен лишь из Хайберского прохода (северо-восточнее Спингара) на афгано-пакистанской границе. Близок к *N. schmidii*, от которого отличается более низкими, восходящими стеблями, более мелкой чашечкой и яйцевидными соцветиями.

8. *N. lagopsis* Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 379; Boiss. Fl. Orient. 4 : 640; Hedge and Lamond, 1968, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 2 : 123; Stewart, 1972, Ann. cat. vasc. pl. West. Pakist.: 622; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 135; Hedge, 1990, Fl. Pakist. 192 : 104.

Лектотип: Зап. Пакистан «In regno Cabulico, N 212, Griffith» (K).

Распространение. Пакистан (Белуджистан).

Указание G. Bentham (1848) о распространении этого вида в Афганистане является, как было выяснено впоследствии (Hedge, Lamond, 1968), ошибочным. В действительности этот вид был собран Griffith в Белуджистане (в районе Sibi), что было подтверждено более поздними сборами (Stewart, 1972; Hedge, 1990).

Rechinger (1982), следуя точке зрения Bentham (1848), поместил *N. lagopsis* в секцию *Capituliferae*, с представителями которой, по нашему мнению, этот вид имеет лишь внешнее сходство, отличается от них рыхлым, длинным опушением, длинными, заостренными прицветниками и формой чашечки. По форме соцветия, чашечки и венчика *N. lagopsis* относительно близок к афганскому виду *N. amicorum*, но отличается от него крупно зубчато-городчатыми, яйцевидными (а не мелкогородчатыми, более или менее округлыми) листьями и более длинными прицветниками.

9. *N. paktiana* Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 149.

Тип: Афганистан «Khost (Paktia) : 1 km W Khost, in declivibus depastis frequens, 1160 m, 25 XI 1966, N 59, Freitag» (Herb. Freitag).

Известен только тип.

Недостаток материала не позволяет определенно решить вопрос о месте *N. paktiana* среди видов секции *Sparthonepeta*. По мнению Rechinger (1982), этот вид близок к *N. brachyantha*, но отличается от него плотным соцветием, сидячими ложными мутовками и листьями на коротких черешках. Мы рассматриваем *N. paktiana* в составе подсекции *Griseae*, так как помимо отличительных признаков, приведенных выше, прицветники у этого вида отличаются от верхних стеблевых листьев как по форме, так и по размерам, что не характерно для *N. brachyantha* и близких к нему видов, выделенных нами в подсекцию *Rugosae* A. Budantz.

Subsect. 2. *Rugosae* A. Budantz. subsect. nov. — Inflorescentiae verticilastribus dissitis, verticillastri pedunculati vel sessiles. Bracteae elliptico-lanceolatae, lanceolatae, foliis caulinis superioris similes, corolla violacea vel rosea.

Typus: *N. rugosa* Benth.

Ложные мутовки расставленные, на ножках или сидячие. Прицветники эллиптически-ланцетные, ланцетные, по форме и размерам подобные верхним стеблевым листьям, венчик фиолетовый или розовый.

Тип: *N. rugosa* Benth.

10. *N. rugosa* Benth. 1848, in DC. Prodr. 12 : 384; Hedge and Lamond, 1968, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 2 : 113; Stewart, 1972, Ann. cat. vasc. pl. West. Pakist.: 625; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 146; Hedge, 1990, Fl. Pakist. 192 : 109.

Лектотип: Афганистан «Younatt and Erak, Griffith» (K).

На каменистых склонах, выходах известняков, по ущельям, 700—3000 м над ур. м.

Распространение. Афганистан (Паропамиз, Газни-Кандагарское плоскогорье, Гиндукуш), Пакистан (Куррам).

Нередко встречаются гинодиэцичные формы, которые отличаются малоцветковыми ложными мутовками, более мелкой чашечкой и часто беловатым венчиком.

11. *N. brachyantha* Rech. f. et Edelb. 1954, Dan. Biol. Skr. 8, 1 : 26; Hedge and Lamond, 1968, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 2 : 113; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 149; Hedge, 1990, Fl. Pakist. 192 : 104.

Тип: «Afghanistan, Nuristan: Pashki, 2300 m, N 619, Edelberg» (W, photo!, isotypus G).

На каменистых склонах, в расщелинах скал, 1500—2500 м над ур. м.

Распространение. Афганистан (вост.), Пакистан (Читрал).

12. *N. suavis* Stapf, 1896, Kew Bull.: 19; Hedge and Lamond, 1968, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 2 : 114; Stewart, 1972, Ann. cat. vasc. pl. West. Pakist.: 626; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 214; Hedge, 1990, Fl. Pakist. 192 : 110. — *Afridia nepetiformis* Duthie, 1901, Ann. Bot. Gard. (Calcutta), 9 : 64.

Лектотип: Пакистан, Куррам «Kaiwas and Salizan, july, 1879, N 643, J. Aitchison» (K!, isolectotypus LE!).

Произрастает на высотах 1350—2800 м над ур. м.

Распространение. Афганистан (Гиндукуш, Газни-Кандагарское плоскогорье), Пакистан (Куррам).

Форма чашечки *N. suavis* с непостоянным числом зубцов (от практически полного их отсутствия до 5 мелких, шиповидных) не имеет аналогов в роде *Nepeta*, что и послужило основанием для выделения этого вида в монотипный род *Afridia* Duthie. По всем остальным признакам (характеру соцветия, форме прицветников, венчика, а также форме листьев) *N. suavis* близок к *N. rugosa*, на что обращали внимание также I. Hedge и J. Lamond (1968). По-видимому, *N. suavis* представляет собой результат относительно локального мутационного процесса, проходившего на основе *N. rugosa*.

Subsect. 3. *Psilostegiae* Prain, 1891, Journ. As. Soc. Bengal. 60, 2 : 206.
Тип: *N. bellevii* Prain.

Соцветия продолговатые, более или менее плотные, ложные мутовки сидячие. Прицветники яйцевидно-ланцетные, перепончатые, равны чашечке или длиннее ее, венчик однотонный, розоватый или с желтой или кремовой верхней губой и пурпурно-фиолетовой нижней губой.

13. *N. bellevii* Prain, 1891, Journ. As. Soc. Bengal. 60, 2 : 204; Hedge and

Lamond, 1968, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 2 : 115; Freitag, 1972, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 31, 2 : 354; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 174.

Тип: Афганистан «Inter Kandagar et Kalat-i-Ghilzai, Bellew» (CAL).

На глинистых и каменистых склонах, в фисташниках и миндальниках, 1400—2400 м над ур. м.

Распространение. Афганистан: Гиндукуш (юго-западные и южные отроги), Газни-Кандагарское плоскогорье.

Наиболее резко обособленный вид секции *Sparthonepeta*, который отличается относительно более крупными листьями, крупными прицветниками и своеобразной окраской венчика. С точки зрения Hedge и Lamond (1968), родственные связи *N. bellevii* с юго-западноазиатскими видами рода *Nepeta* остаются неясными. По нашему мнению, этот вид может рассматриваться в качестве сохранившегося фрагмента макрофильной линии развития вида *Sparthonepeta*, дериватами которого могли быть западногималайские *N. mollis, N. distans* и *N. ciliaris*.

Subsect. 4. *Glomerulosae* A. Budantz. subsect. nov. — Inflorescentiae verticillastribus dissitis, verticillastri sessiles. Bracteae elliptico-lanceolatae vel ovatae, marginatae calyce aequilongae vel paulo breviores, corolla alba, pallida rosea vel cyaneo-violacea.

Typus: *N. glomerulosa* Boiss.

Ложные мутовки расставленные, сидячие. Прицветники эллиптически-ланцетные или яйцевидные, по краю окаймленные, равны чашечке или немного короче ее, венчик белый, светло-розовый или сине-фиолетовый.

Тип: *N. glomerulosa* Boiss.

14. *N. glomerulosa* Boiss. 1844, Diagn. Pl. Or. Ser. 1, 5 : 21; Stewart, 1972, Ann. cat. vasc. pl. West. Pakist.: 621; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 125.

Тип: Иран «Ispahan, N 5139, Aucher-Eloy» (G, isotypus LE!).

N. glomerulosa является ядром одного из полиморфных комплексов рода *Nepeta*, систематика которых вызывает значительные трудности. Многие авторы, начиная с E. Boissier (1879), в качестве самостоятельных видов рассматривали иранский *N. glomerulosa* и афганско-пакистанский *N. juncea* Benth. Обрабатывая губоцветные Афганистана, Hedge и Lamond (1968) высказали предположение, что виды, близкие к *N. juncea* (*N. glomerulosa, N. gedrosiaca* Bornm., *N. xylorhiza* Rech. f., *N. heterotricha* Rech. f.), предпочтительнее рассматривать в ранге подвидов. К аналогичному выводу отчасти пришел и Rechinger (1982), который во «Flora Iranica» выделил в составе *N. juncea* 5 подвидов, а внутри *N. glomerulosa* — 3 подвида, справедливо отметив при этом, что различение *N. juncea* и *N. glomerulosa* может быть только искусственным, поскольку наблюдается непрерывный ряд переходов от одного вида к другому. Так, например, вид *N. juncea* subsp. *desertorum* Bornm. по морфологическим признакам может быть отнесен как к *N. juncea*, так и к *N. glomerulosa*.

В результате изучения гербарного материала из коллекции БИН РАН (LE), а также знакомства с типовыми образцами некоторых подвидов *N. juncea* и *N. glomerulosa* мы пришли к заключению о невозможности различения этих видов. Кроме того, некоторые выделенные Rechinger подвиды представляют собой, вероятно, формы одного полиморфного вида, поскольку их диагностические признаки (а все подвиды основаны на различиях по величине чашечки и прицветников) в разном сочетании спорадически встречаются у растений внутри ареалов *N. juncea* и *N. glomerulosa*. От типичного вида *N. glomerulosa* практически неотличимы *N. juncea* subsp. *heterotricha* (Rech. f.) Rech. f., *N. juncea* subsp. *desertorum* и *N. juncea* subsp. *xylorhiza* (Rech. f.)

Rech. f., a *N. glomerulosa* subsp. *stapfiana* (Bornm. ex Rech. f.) Rech. f. идентичен *N. glomerulosa* subsp. *carmanica* (Bornm.) Rech. f.

Ареал *N. glomerulosa* в объеме, принятом Rechinger (1982), ограничен на западе центральной частью Эльбурса, хр. Кухруд и центром Загроса, а на востоке — Хорасанскими горами, причем в Эльбурсе и Хорасане распространен только типовой подвид, а в Кухруде и Загросе встречаются также *N. glomerulosa* subsp. *carmanica*, который образует западную границу распространения вида, и *N. glomerulosa* subsp. *stapfiana*. Область распространения *N. juncea* охватывает центральную и восточную части Афганистана, ограниченные Гиндукушем, а также долину р. Куррам на западе Пакистана и горы Белуджистана в юго-восточной части Ирана, где обитает только *N. juncea* subsp. *desertorum*. Местонахождения остальных подвидов мозаично рассеяны внутри ареала типичных *N. juncea*.

Учитывая изложенное выше, мы рассматриваем комплекс *N. glomerulosa*—*N. juncea* в рамках одного вида с 3 подвидами.

1. Чашечка 3.5—4 мм дл., зубцы короче 1 мм, прицветники 1.5 мм дл. . . . . 14b. *N. glomerulosa* subsp. *ghorana*.
+ Чашечка и прицветники более крупные . . . . 2.
2. Чашечка 7—13 мм дл., прицветники 6—11 мм дл., трубка венчика длиннее чашечки, венчик интенсивно сине-фиолетовый . . . . 14c. *N. glomerulosa* subsp. *carmanica*.
+ Чашечка 5—6 мм дл., прицветники 4—5 мм дл., трубка венчика равна чашечке или короче ее, венчик белый или светло-лиловый . . . . 14a. *N. glomerulosa* subsp. *glomerulosa*.

14a. *N. glomerulosa* subsp. *glomerulosa* Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 166. — *N. juncea* Benth. 1848, in DC. Prodr. 12 : 379; Bornm. 1939, Beih. Bot. Centralbl. 59B : 310, p. p., quoad subsp. *desertorum* Bornm.; Hedge and Lamond, 1968, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 2 : 116; Stewart, 1972, Ann. cat. vasc. pl. West. Pakist. 622, p. p.; Rech. f. 1982, l. c.: 171, p. p., quoad subsp. *heterotricha* (Rech. f.) Rech. f. et subsp. *xylorhiza* (Rech. f.) Rech. f.; Hedge, 1990, Fl. Pakist. 192 : 108. — *N. gedrosiaca* Bornm. 1939, l. c.: 310. — *N. heterotricha* Rech. f. 1954, Dan. Biol. Skr. 8, 1 : 32; Hedge and Lamond, 1968, l. c.: 116. — *N. xylorhiza* Rech. f. 1954, l. c.: 41.

На каменистых склонах, осыпях, выходах известняков, 900—3800 м над ур. м.

Распространение. Иран: Эльбурс, Кухруд, Загрос (центр); Афганистан (Паропамиз, Газни-Кандагарское плоскогорье, Гиндукуш); Пакистан (Куррам).

14b. *N. glomerulosa* subsp. *ghorana* (Rech. f.) A. Budantz. comb. nov. — *N. juncea* subsp. *ghorana* Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 170.

Тип: Афганистан «Ghorat: in jugo Kotal Tang-i Azao prope Serai Dschaura (Djaoureh) inter Qala Shahrak et Chisht, 2300 m, 4 VIII 1962, N 19162; Rechinger» (W, photo [illegible]

На галечниках и скалах, 2300—2500 м над ур. м.

Распространение. Афганистан: Паропамиз (сев.).

14c. *N. glomerulosa* subsp. *carmanica* (Bornm.) Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 167. — *N. glomerulosa* Boiss. var. *carmanica* Bornm. 1939, Beih. Bot. Centralbl. 59B : 310. — *N. glomerulosa* Boiss. subsp. *stapfiana* (Bornm. ex Rech. f.) Rech. f. 1982, l. c.: 167.

Тип: «Persiae austro-orient., prov. Kerman: Kerman, reg. alp. montis Kuh-i-Dschupar, 1892, N 5124, J. Bornmüller» (W, paratypus LE!).

На каменистых склонах и выходах известняков, 1500—3300 м над ур. м.

Распространение. Иран: Загрос (центр, юг), Кухруд (юго-вост.).

15. *N. praetervisa* Rech. f. 1979, Candollea, 34, 1 : 8; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 172; Hedge, 1990, Fl. Pakist. 192 : 106. — *N. juncea* auct. non Benth.: Hedge and Lamond, 1968, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 2 : 116, p. p.; Stewart, 1972, Ann. cat. vasc. pl. West. Pakist.: 622, p. p.

Тип: «Afghanistan, prov. Kabul: in faucibus Tang-e Gharru inter Kabul et Sarobi, ca. 1400—1500 m, 17 VI 1962, N 16923, K. Rechinger» (W, photo!, isotypus G).

На каменистых склонах, осыпях, скалах, галечниках, 1400—3200 м над ур. м.

Распространение. Афганистан (вост.), Пакистан (Белуджистан, Кветта, Читрал).

Критический вид, который по диагнозу отличается от *N. juncea* более крупными стеблями, треугольно-сердцевидными, короткочерешчатыми средними стеблевыми листьями, многоцветковыми ложными мутовками и более крупной чашечкой. Анализ гербарного материала *N. praetervisa*, цитированного Rechinger (1982), а также фотографий типовых образцов этого вида показал, что он отличается от *N. glomerulosa* s. l. только многоцветковыми ложными мутовками; остальные признаки не выходят за рамки изменчивости *N. glomerulosa* s. l. Ареалы *N. praetervisa* и *N. glomerulosa* перекрываются на востоке Афганистана, где эти виды, вероятно, смешиваются. Если же предполагат существование особой восточной расы *N. glomerulosa*, то она, по-видимому наиболее четко будет проявляться в Пакистане, восточнее ныне известного ареала вида *N. glomerulosa*. Однако достаточным материалом из Пакистана по этим видам мы не располагали. Необходимость уточнения статуса вида *N. praetervisa* отмечена и в обработке рода *Nepeta* для «Флоры Пакистана (Hedge, 1990).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев А. Л. Систематика рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Виды секции *Spicatae* / Бот. журн. 1990а. Т. 75. № 7. С. 1004—1013. — *Буданцев А. Л.* Систематика род *Nepeta* (*Lamiaceae*). Виды секции *Schizocalyx* // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука 1990б. Т. 27. С. 121—125. — *Буданцев А. Л.* Обзор видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Секции *Capituliferae* и *Denudatae* // Бот. журн. 1991а. Т. 76. № 9. С. 1317—1322. — *Буданцев А. Л.* Обзор видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Секции *Macrostegiae* *Setanepeta* // Бот. журн. 1991б. Т. 76. № 11. С. 1600—1607. — *Буданцев А. Л.* Обзор видо рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Секция *Nepeta* // Бот. журн. 1992а. Т. 77. № 1. С. 115—126. — *Буданцев А. Л.* Обзор видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Секции *Micranthae* и *Micronepeta* // Бот. журн. 1992б. Т. 77. № 6. С. 78—88. — *Bentham G. Nepeta* L. / A. De Candolle. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1848. Vol. 1 P. 370—396. — *Boissier E.* Flora Orientalis. Vol. 4. Genevae; Basilieae, 1879. 1276 p. — *Hedge I. C. Labiatae* // Flora of Pakistan. Edinburgh, 1990. N 192. P. 1—310. — *Hedge I. C., Lamond J. M.* Studies in the flora of Afghanistan. VII // Notes Ro Bot. Gard. Edinb. 1968. Vol. 28. N 2. P. 89—161. — *Rechinger K. H. Nepeta* L. / Flora Iranica. Graz. 1982. N 150. P. 108—216. — *Stewart R. R.* Annotated catalogu of the vascular plants of West Pakistan and Kaschmir. Karachi, 1972. 1028 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 27 III 19

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (262.5) : 582.272
© 1992

Д. Димитрова-Конаклиева, М. И. Конаклиева

COLPOMENIA (*PHAEOPHYTA*) — НОВЫЙ РОД ДЛЯ ФЛОРЫ ЧЕРНОГО МОРЯ

D. DIMITROVA-KONAKLIEVA, M. I. KONAKLIEVA. *COLPOMENIA* (*PHAEOPHYTA*), THE NEW GENUS FOR THE FLORA OF THE BLACK SEA

В сублиторали болгарской акватории Черного моря обнаружен вид *Colpomenia peregrina* (*Phaeophyta, Scytosiphonaceae*). Вид найден в Китенском и Ахтопольском заливах на глубине 0.1—0.8 м в защищенных местах как литофит и эпифит. Является обычным весенним видом.

Весной 1983 г. на болгарском побережье нами был обнаружен новый для флоры Черного моря представитель бурых водорослей — *Colpomenia peregrina* (Sauv.) Hamel.

Приводим описание обнаруженного вида.

Colpomenia peregrina (Sauv.) Hamel
(см. рисунок)

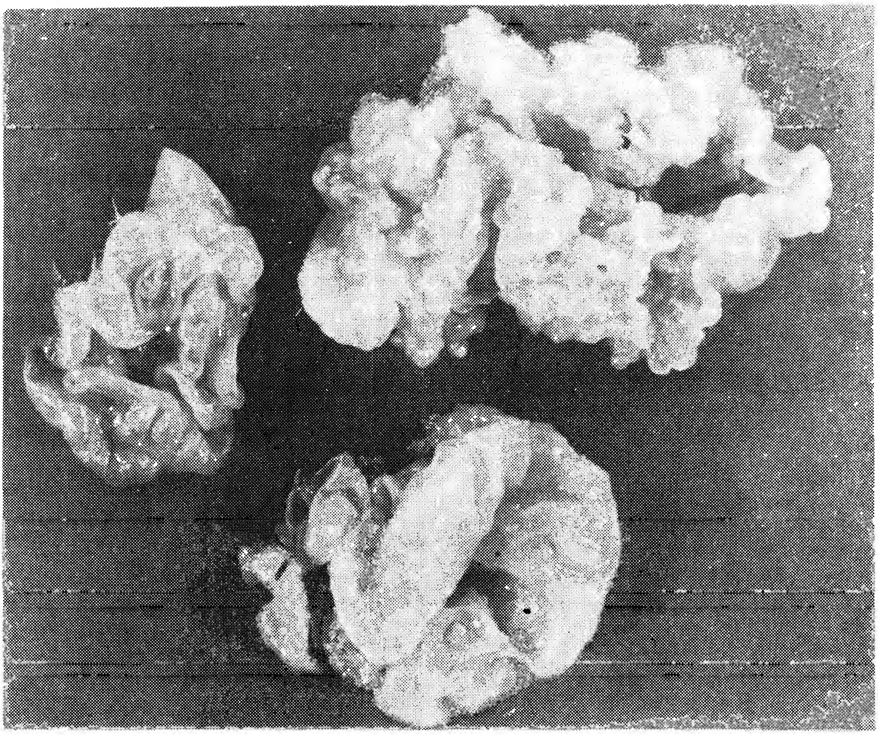
Слоевище пузыревидное, вначале гладкое, позднее неправильно складчатое, реже бугорчатое, тонкокожистое, 4—7 (10) см в поперечнике, от оливково-желтого до оливково-коричневого цвета, при высушивании приобретает зеленоватый оттенок. Стенка слоевища тонкая, до 300 мкм толщ., на поперечном срезе состоит из 3—4 рядов субкортикальных клеток 15—125 мкм в диам. и 1—2 рядов коровых клеток 7—13×5—10 мкм. Из субкортикальных клеток развиваются собранные в пучки волоски. Парафизы имеют одинаковые размеры с гаметангиями 7—10×25—32 мкм. Гаметангии без кутикулы, образуют обширные сорусы на поверхности слоевища. К субстрату слоевище прикрепляется широким базальным диском.

Встречается в небольших защищенных от прибоя бухтах на глубине 0.1—0.8 м на скалах или как эпифит на небольших водорослях, таких как *Ceramium secundatum, Gelidium latifolium, Ulva rigida, Cladophora coelothrix* и др.

Впервые вид обнаружен в южной части болгарского побережья Черного моря, в районах Китена и Ахтополя, при температуре +10 °С после необычно теплой зимы 1982—1983 гг. Затем ежегодно весной можно было наблюдать массовое развитие этой водоросли.

Изученные образцы определены нами как *Colpomenia peregrina* по следующим признакам: по форме таллома, толщине оболочки, количеству рядов коровых и субкортикальных клеток и их размерам, форме сорусов, размерам и структуре гаметангиев и парафиз, по наличию волосков.

Кроме Черного моря, вид встречается в Адриатическом и Средиземном морях, на побережьях Европы (от Скандинавского п-ова до Португалии) и Северной Америки (от штата Северная Каролина до Флориды и от Аляски до Кали-



Colpomenia peregrina.

форнии), в Японском море и на побережье Австралии (Börgesen, 1926, 1941; Hamel, 1931—1939; Smith, 1951; Gayral, 1966; Clayton, 1975; Wynne, Norris, 1976; Перестенко, 1980).

Эта находка дополняет список бурых водорослей Черного моря и, в частности, сем. *Scytosiphonaceae* новым родом и видом. Для флоры Черного моря семейство было представлено 2 видами — *Scytosiphon lomentaria* (Lyngb.) J. Ag. и *Petalonia zosterifolia* (Rnke) Kuntze (Зинова, 1967). Развитие представителей сем. *Scytosiphonaceae* приходится на зимне-весенний период, а в условиях холодного лета их отдельные экземпляры можно встретить и в августе в затененных местах.

По-видимому, появление *Colpomenia peregrina* на юго-западном побережье Черного моря произошло сравнительно недавно, так как, несмотря на довольно хорошую изученность флоры водорослей в заливах, этот вид ранее там не указывался.

Авторы выражают благодарность за помощь в работе К. Л. Виноградовой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зинова А. Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. Л.: Наука, 1967. 367 с. — *Перестенко Л. П.* Водоросли залива Петра Великого. Л.: Наука, 1980. 232 с. — *Börgesen F.* Marine algae from the Canary Islands. II. *Phaeophyceae* // Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Meddel. 1941. Bd 6. H. 2. S. 70—74. — *Börgesen F.* Some marine algae from Mauritius. II. *Phaeophyceae* // Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Meddel. 1941. Bd 16. H. 3. S. 61—62. — *Clayton M. N.* A study of variation in Australian species of *Colpomenia* (*Phaeophyceae, Scytosiphonales*) // Phycologia. 1975. Vol. 14. N 1. P. 187—195. — *Gayral P.* Les algues des côtes françaises (Manche—Atlantique). Paris, 1966. P. 245—246. — *Hamel G.* Phéophycées de France.

Paris, 1931—1939. 432 p. — *Wynne M. J., Norris J. N.* The genus Colpomenia Derbes et Solier (*Phaeophyta*) in the Gulf of California. Washington: Smithson. Inst. Press, 1976. 18 p.

Институт фармакологии и фармации БМА
София, Болгария
Институт органической химии БАН
София, Болгария

Получено 24 II 1992

УДК 581.9 (470.1/.6+479) : 582.683.2

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 10

В. И. Дорофеев

НОВЫЕ НАХОДКИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *BRASSICACEAE* НА ТЕРРИТОРИИ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ И КАВКАЗА

V. I. DOROFEYEV. NEW FINDINGS OF REPRESENTATIVES OF THE *BRASSICACEAE* FAMILY ON THE TERRITORY OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA AND THE CAUCASUS

В процессе изучения гербариев БИН РАН (LE), Сухумского (SUCH) и Батумского (BATU) ботанических садов, а также при работе в полевых условиях обнаружены новые местонахождения ряда видов на территории северо-запада европейской части России (*Draba muralis, Erysimum aureum, Hesperis sibirica, Metthiola bicornis*), в Абхазии (*Brassica napus, Sisymbrium orientalis*) и Аджарии (*Hirschfeldia incana, Rorippa anceps*). Указано новое место произрастания редкого вида — *Alyssoides utriculata.*

Впервые указываются для северо-запада России

Erysimum aureum Bieb. Ленинградская обл., Всеволожский р-н, Лемболово, Питомник ЛХФИ, сорное место, 2 VIII 1991, А. Хааре, В. Дорофеев (LE!).

В естественных условиях вид не распространяется севернее г. Саратова. В Лемболово он был мною отмечен в 1990 г. Такое далекое распространение этого вида, по-видимому, было связано с его интродукцией в условия тайги (согласно программе исследования лекарственных свойств некоторых видов рода *Erysimum*).

Draba muralis L. Rossia, Karelia Olonetsensis, Kalajoki, in declivo arenoso in ripae laci Onega, 2 Jun. 1898, J. Lindroth et A. Cajander (fr.) (LE!).

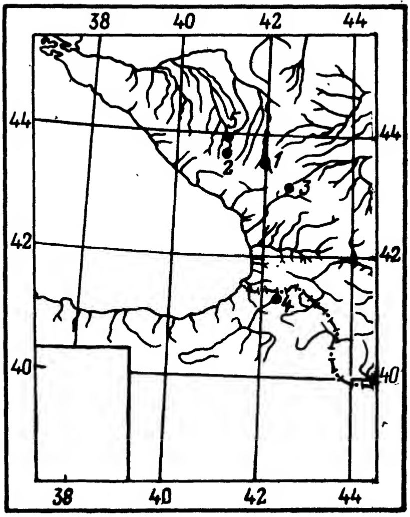
Вид достаточно близок к *D. nemorosa* L., от которого отличается чисто белыми лепестками, плодоножками, по длине равными стручочкам или слегка превышающими их, стеблевыми листьями почти треугольной формы.

Hesperis sibirica L. Ленинградская обл., Ивангород, в 1—2 км ниже крепости, берег р. Наровы, 7 VI 1977, № 2710, Ю. Гусев (LE!).

От *H. matronalis* L. хорошо отличается наличием железистого опушения на цветоножках и оси соцветия. Существуют некоторые различия также и в характере ветвления соцветия.

Matthiola bicornis (Sibth. et Smith) DC. Ленинградская обл., ст. Детское Село, на ж.-д. полотне, 13 VIII 1967, № 160, Ю. Гусев (LE!); Ленинград, сквер, приствольный круг низких кустов, 21 VI 1968, № 1709, Ю. Гусев (цв.) (LE!).

Растения этого вида имеют на плодах хорошо заметные, вверх изогнутые парные роговидные выросты, которые формируются из расширенного мясистого столбика. Вероятно, растения занесены к нам как однолетняя декоративная культура. Семенное возобновление в наших широтах у этого вида незначительное, что способствует очень быстрому выпадению растения из района заноса.



Местонахождения *A. utriculata* (*1—5*).
Объяснения см. в тексте.

Впервые указываются для Абхазии

Sisymbrium orientale L. Абхазия, г. Сухуми, на газоне, 1 VI 1987, Е. Шенгелия (SUCH!, LE!); Абхазия, Гагры, берег моря, № 2024, 8 V 1916, Г. Сахаров (LE!).

Brassica napus L. Г. Сухуми, Табачная станция, поляна, 20 V 1972, А. Колаковский (SUCH!); г. Сухуми, около пляжа, 21 VI 1981, Е. Шенгелия (SUCH!); Абхазия, Пицунда, близ оз. Инкит, в посевах, 20 VI 1947, А. Колаковский (SUCH!).

Впервые указываются для Аджарии

Rorippa anceps (Wahlenb.) Reichenb. Аджария, окр. с. Кеда, 21 V 1939, М. Попов (BATU!).

Hirschfeldia incana (L.) Lagr.-Foss. Аджария, окр. Батумского ботанического сада, песчано-галечниковая приморская терраса, сорное вдоль ж.-д. насыпи, вместе с *Raphanus raphanistrum* L., 15 X 1969, А. Дмитриева (TBI!, BATU!).

Новая находка очень редкого вида

Alyssoides utriculata (L.) Medik. Ставропольский край, Преградненский р-н, правый борт ущелья р. Большая Лаба, верховья р. Загеданки, субальпийские луга, по каменистым склонам южной экспозиции, 2300—2500 м над ур. м., 7 VII 1989, № 3701, А. Долматова, Д. Гельтман, Л. Крупкина, А. Сытин, В. Шванова (LE!) (см. рисунок, *5*).

Вид является достаточно редким для флоры Кавказа, встречается главным образом в труднодоступных высокогорных районах. Для Кавказа это не первая находка, но из известных она четвертая. На территории Кавказа вид обнаружен в 1908 г. Е. Буш и Н. Бушем в долине р. Теберды (см. рисунок, *1*) (Гроссгейм, 1950). В 60-е годы несколько западнее долины р. Теберды были сделаны сборы С. Харкевичем (1965) (Архыз, слияние рек Бол. и Мал. Зеленчук; см. рисунок, *2*), а в 70-е годы вид был впервые найден на территории Сванетии Т. Мардалеишвили (1977) (см. рисунок, *3*). Южнее вид появляется только в Артвине (Турция) (см. рисунок, *4*) (Ю. Воронов, 1908 г., LE!). Указанный мною сбор является самым северным из известных (см. рисунок). Согласно имеющимся материалам, вполне вероятно, что *A. utriculata* может быть найден в Абхазии и на территории Кавказского государственного (биосферного) заповедника в Краснодарском крае.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Т. 4. 2-е изд. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 333 с. — *Мардалеишвили Т. К. Vesicaria graeca* Reut. — новый род для флоры Грузии // Сообщ. АН ГССР. 1977. Т. 85. № 1. С. 149—152. — *Харкевич С. С.* Нове місцезнаходження рідкісного на Кавказі виду пухирниця грецька (*Vesicaria graeca* Reut.) // Укр. бот. журн. 1965. Т. 22. № 5. С. 89—90.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 22 V 1992

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 (471.6)
© 1992

А. Ю. Магулаев

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ФЛОРЫ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

A. Yu. MAGULAEV. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF VASCULAR PLANTS OF THE NORTHERN CAUCASUS FLORA

Alliaceae

Allium gunibicum Miscz. ex Grossh., **2n=16.** Дагестан, окр. с. Тлох, 21 VIII 1989.[1]

A. kunthianum Vved., **2n=16.** Карачаево-Черкесия, верховья р. Кубани, урочище Садырла-баши, 4 VIII 1989.

A. paczoskianum Tuzs., **2n=16.** Дагестан, окр. с. Кутлаб Тляратинского р-на, 22 VIII 1989.

A. pseudostrictum Albov, **2n=48.** Карачаево-Черкесия, верховья р. Кубани, урочище Садырла-баши, 9 VIII 1989. Северная Осетия, ущелье р. Земагон. 25 VIII 1989.

A. ursinum L., **2n=14.** Ставропольский край, гора Стрижамент, 25 V 1985.

Asteraceae

Anthemis caucasica Chandjian, **2n=18.** Карачаево-Черкесия, верховья р. Гидам, 14 IX 1980.

A. fruticulosa Bieb., **2n=18.** Дагестан, окр. с. Тлох, 21 VIII 1989; с. Манаскент, 26 VIII 1989; с. Ванашимахи, 26 VIII 1989.

A. iberica Bieb., **2n=18.** Дагестан, с. Кутлаб Тляратинского р-на, 23 VIII 1989.

A. melanoloma Trautv., **2n=18.** Дагестан, Araканский перевал, 13 VIII 1981.

A. tinctoria L., **2n=18.** Карачаево-Черкесия, пос. Домбай, 15 IX 1987.

Artemisia absinthium L., **2n=18.** Ставропольский край, г. Невинномысск, 28 IX 1991; с. Кочубеевское, 29 IX 1991. Дагестан, с. Манаскент, 28 VIII 1989.

A. vulgaris L., **2n=18.** Ставропольский край, с. Кочубеевское, 19 IX 1991; г. Невинномысск, 2 X 1991.

Chondrilla juncea L., **2n=15,** (16, 19), 20. Краснодарский край, хутор Садовый, 24 VII 1979; г. Темрюк, 23 VII 1979; станица Убинская, 22 VII 1979; станица Гладковская, 24 VII 1979; Адыгея, окр. г. Майкопа, 3 IX 1988. Ставропольский край, г. Светлоград, 23 VIII 1990; с. Темнолесское, 28 VIII 1989. Дагестан, бархан Сарыкум, 4 VIII 1981; с. Гергебиль, 14 VIII 1981; с. Талги, 16 VIII 1988.

---

[1] Сборы изученных видов произведены автором статьи; гербарий хранится на кафедре общей биологии Ставропольского государственного педагогического института.

Jurinella subacaulis (Fisch. et Mey.) Iljin, **2n=36.** Кабардино-Балкария, Приэльбрусье, гора Чегет, 27 VIII 1987.

Matricaria elongata (Fisch. et Mey. ex DC.) Hand.-Mazz., **2n=18.** Северная Осетия, верховья р. Мамисон-дон (Северо-Осетинский заповедник), 29 VIII 1989.

M. szowitzii (DC.) Rauschert, **2n=36.** Дагестан, ущелье р. Теснель в окр. с. Кутлаб Тляратинского р-на, 23 VIII 1989.

Pyrethrum coccineum (Willd.) Worosch., **2n=36.** Дагестан, окр. с. Кутлаб Тляратинского р-на, ущелье р. Теснель, 23 VIII 1989.

P. parthenifolium Willd., **2n=18.** Ставропольский край, Прикалаусские высоты, 25 IX 1989.

Reichardia glauca Matthews, **2n=16.** Чечено-Ингушетия, в 3 км выше с. Итумкале, по р. Шароаргун, 21 VIII 1988.

Brassicaceae

Cakile euxina Pobed., **2n=18.** Дагестан, приморские пески близ с. Манаскент, 27 VIII 1989.

Eunomia rotundifolia C. A. Mey., **2n=14.** Карачаево-Черкесия, с. Хурзук, осыпи над урочищем Садырла-баши, 4 VIII 1989; верховья р. Битюк-тюбе, 7 VIII 1989.

Isatis taurica Bieb., **2n=28.** Карачаево-Черкесия, берег р. Кяфар, в 3 км выше с. Лесокяфар, 11 VIII 1989.

Caryophyllaceae

Silene noctiflora L., **2n=24.** Краснодарский край, станица Дагестанская, 15 VII 1988.

Gentianaceae

Centaurium spicatum (L.) Fritsch, **2n=22.** Дагестан, приморские пески, в 6 км к югу от г. Каспийска, 27 VIII 1989.

Juncaceae

Luzula pseudosudetica (V. Krecz.) V. Krecz., **2n=12.** Дагестан, ущелье р. Теснель близ с. Кутлаб Тляратинского р-на, 23 VIII 1989.

Liliaceae

Erythronium caucasicum Woronow, **2n=24.** Ставропольский край, Таманский лес в окр. г. Ставрополя, 23 V 1985.

Gagea reticulata (Pall.) Schult. et Schult. fil., **2n=24.** Дагестан, склоны близ бархана Сарыкум, 28 V 1989.

Colchicum laetum Stev., **2n=42.** Ставропольский край, Прикалаусские высоты, в 3 км от с. Дубовка, 27 III 1989.

Merendera ghalghana Otschiauri, **2n=24.** Карачаево-Черкесия, верховья р. Кубани, урочище Садырла-баши, 4 VIII 1989.

Pseudomuscari pallens (Bieb.) Garbari, **2n=18.** Там же, 4 VIII 1989.

Papaveraceae

Papaver oreophilum Rupr., **2n=14.** Дагестан, правый берег р. Квалиши, в 3 км от с. Кутлаб Тляратинского р-на, 23 VIII 1989.

Scrophulariaceae

Scrophularia lateriflora Trautv., **2n=40.** Дагестан, окр. с. Кутлаб Тляратинского р-на, ущелье р. Теснель, 23 VIII 1989.

Ставропольский государственный
педагогический институт

Получено 4 II 1992

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 582.29 (470)
© 1992

НИНА СЕРГЕЕВНА ГОЛУБКОВА

(к 60-летию со дня рождения)

B. A. TOMILIN. NINA SERGEEVNA GOLUBKOVA
(TO THE 60-TH ANNIVERSARY OF HER BIRTHDAY)

Нина Сергеевна Голубкова — выдающийся лихенолог, хорошо известный как в нашей стране, так и за рубежом, родилась 28 января 1932 г., в Ленинграде. В 1955 г. она успешно закончила Ленинградский государственный университет, где под руководством чл.-корр. АН СССР Н. А. Наумова специализировалась в области почвенной микологии. В этом же году она поступила в аспирантуру Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) и под руководством профессора В. П. Савича, тогда заведующего отделом низших растений, приступила к изучению лишайников, или, как теперь их нередко называют, лихенизированных грибов. После окончания аспирантуры в 1958 г. она была зачислена в штат института в качестве младшего научного сотрудника лаборатории лихенологии и бриологии. В 1962 г. Н. С. Голубкова успешно защитила кандидатскую диссертацию «Флора лишайников Московской области». В 1973 г. была переведена на должность старшего научного сотрудника, в 1982 г. стала заведующим лабораторией лихенологии и отделом микологии и лихенологии, а в 1986 г. — заведующим лабораторией лихенологии и бриологии, а также отделом низших растений. В 1983 г. Нина Сергеевна блестяще защитила докторскую диссертацию «Флорогенетический анализ лишайников Монголии», в 1991 г. ей было присуждено звание профессора. Широкая известность и признание ее за рубежом проявились в том, что она была избрана членом Британского лихенологического общества и вошла в состав Международной ассоциации лихенологов.

Нина Сергеевна всегда вела большую научно-организационную работу. С 1983 г. она — ученый секретарь Всесоюзного (ныне Российского) ботанического общества, член Президиума и Совета этого общества, в рамках которого принимала активное участие в организации съездов, конференций и симпозиумов по различным проблемам ботаники.

Н. С. Голубкова подготовила много молодых специалистов-лихенологов, все они защитили кандидатские диссертации и сейчас успешно работают в различных научных учреждениях нашей страны и за рубежом.

Характеризуя далее научную деятельность Н. С., следует прежде всего отметить, что круг ее интересов всегда был очень широк и касался проблем флоры, географии, экологии, систематики и эволюции лишайников.

Как уже отмечалось, ее первое крупное исследование было посвящено лихенофлоре Московской обл. Здесь, начиная с конца XVIII в., работали многие известные естествоиспытатели, включая основателя отечественной лихенологии профессора А. А. Еленкина. Однако исследования этих ботаников носили непланомерный характер, вследствие чего видовой состав лихенофлоры Московской обл. был выявлен ими недостаточно полно. В результате проведенной работы Н. С. Голубковой здесь было отмечено 287 видов лишайников, в составе которых насчитывается 110 форм и разновидностей; около 100 видов из указанного числа было обнаружено впервые.

После завершения работы над диссертацией Н. С. расширила район исследований, включив в него, помимо Московской, другие области центральной России: Владимирскую, Калининскую (ныне Тверскую), Калужскую, Рязанскую, Смоленскую, Тульскую и Ярославскую. Результатом этих исследований явилась книга «Определитель лишайников средней полосы европейской части СССР» (1966). В ней приведено 346 видов лишайников, которые относятся к 68 родам из 26 семейств. «Определитель. . .» стал как бы новым, в большей степени дополненным и коренным образом переработанным изданием книги А. А. Еленкина «Флора лишайников Средней России» (т. 1—4, 1906—1911). Труд Н. С. Голубковой был рассчитан на широкий круг ботаников и до сих пор является настольным научным пособием для исследователей-натуралистов, преподавателей и студентов высших учебных заведений.

Выдающимся вкладом в мировую ботанику стали широко известные работы Н. С., посвященные лихенофлоре Антарктиды. Всего на эту тему ею было опубликовано 11 статей. В одной из них, помещенной в сборнике «Атлас Антарктиды» (1969), отмечается, что во флоре этого сурового континента лишайники занимают ведущее место, поэтому издавна привлекают внимание естествоиспытателей. Однако в лихенологическом отношении Антарктида была исследована недостаточно и неравномерно. Нина Сергеевна изучала лишайники, собранные участниками многочисленных советских антарктических экспедиций. Значительные материалы были получены ею из районов береговой части материка, а также с целого ряда антарктических островов. Крупные коллекции были собраны на Земле Королевы Мод, в оазисах Бангера и Ширмахера, а также в районе станции «Молодежная». В работах Н. С. по лихенофлоре Антарктики даются сведения о нахождении и распространении здесь примерно 360 видов этих организмов. По материалам из Антарктиды Н. С. Голубковой было описано значительное число новых видов, что также является безусловным и весомым вкладом в мировую лихенологию.

Следующей чрезвычайно ценной и интересной была работа Н. С., посвященная лихенофлоре Памира. Этот своеобразный по своим природным характеристикам регион в лихенологическом отношении практически оставался «белым пятном». Н. С. в достаточно полной степени выявила здесь видовой состав лишайников, а также описала много новых видов. Большие исследования были проведены ею и в связи с изучением экобиоморф лишайников.

Наиболее значительным вкладом в науку следует считать труды Н. С. Голубковой, касающиеся лихенофлоры Монголии. Первые сведения по данному вопросу стали появляться в печати лишь в начале нынешнего столетия. К сожалению, эти публикации были основаны на малочисленных и разрозненных сборах, и поэтому они не могли в достаточно полной мере охарактеризовать лихенофлору Монголии. Планомерные и детальные исследования в этой обширной и разнообразной в физико-географическом отношении стране проводили лишь Н. С. Голубкова, Л. Г. Бязров и У. Цогт.

Нина Сергеевна, работавшая в 1970—1974 гг. в составе Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции, обследовала практически всю Монголию. На основании своих собственных материалов, а также с учетом всех литературных данных ею была написана книга «Конспект флоры лишайников Монгольской Народной Республики» (1981). В ней опубликованы данные о нахождении 651 вида этих организмов, приведены сведения об их местонахождении и местообитании, а также о приуроченности видов лишайников к различным субстратам.

В результате многочисленных и регулярных полевых исследований в разных районах нашей страны и в Монголии, а также изучения коллекций из Антарктиды Н. С. был накоплен значительный флористический материал и собраны обильные сведения по экологии лишайников, в частности касающиеся их экобиоморф. Результаты изучения последних изложены в статье «Жизненные формы лишайников Антарктиды» (1974) и в книге «Анализ флоры лишайников Монголии» (1983).

В мировой литературе первые труды по данной проблеме появились в 20-е годы нынешнего столетия. В них различные типы строения слоевищ лишайников рассматривались как форма роста, впоследствии они стали классифицироваться как жизненные формы. Н. С. присоединилась к этой последней точке зрения и на основании всех опубликованных ранее работ, а также своих собственных исследований разработала более детальную систему их подразделения и схему филогенетических отношений выделенных ею таксонов. Классификация Н. С. Голубковой учитывает также приуроченность отдельных биоморф к разным условиям местообитания и различным субстратам, что позволяет использовать ее при экологическом и географическом анализе конкретных лихенофлор. Разработанная ею система жизненных форм широко известна и признана во всем мире.

Особое место среди трудов Н. С. занимают работы, посвященные географии лишайников. Эти исследования она начала еще в период изучения лихенофлоры Московской обл. Первоначально они основывались на принципах ареалогического анализа, которые были предложены А. Н. Окснером. Впоследствии Н. С. в значительной степени расширила и углубила методические и методологические основы географических исследований в лихенологии, что особенно ярко проявилось в уже упомянутой ее работе «Анализ флоры лишайников Монголии». В названной монографии ею впервые для Монголии был проведен ареалогический анализ лишайников, выявлены географические элементы флоры, изучены генетические связи эндемичных видов. Н. С. проанализировала также географические, исторические и генетические связи лихенофлоры Монголии с флорами других регионов земного шара. Это позволило ей сделать заключение, что в флористическом спектре Монголии сочетаются черты, характерные как для бореальных, так и для древне-средиземноморских лихенофлор Голарктики. Кроме того, ею было установлено, что основное ядро современной флоры центрально-азиатских районов Монголии сформировалось, по всей вероятности, в период миоцена—плиоцена, ядро флоры бореальной части этой страны — в период плиоцена—плейстоцена.

Широкое признание получили также труды Н. С. по систематике. По данной проблеме ею опубликованы три крупные работы. Две из них — о семействах умбиликариевых и акароспоровых — включены в 5-й том «Определителя лишайников СССР» (1978). Третья работа также посвящена последнему семейству. Она вышла в свет в виде отдельной монографии «Лишайники семейства *Acarosporaceae* Zahlbr. в СССР» (1988). Значительный интерес, который Нина Сергеевна проявила к этой группе лишайников, не случаен. Дело в том, что семейство акароспоровых — одно из крупнейших, оно включает в себя более 400 видов, широко распространенных в различных регионах мира. В нашей стране до исследований Н. С. акароспоровые лишайники практически не изучались. Между тем представители данного семейства занимают ведущее место во флорах аридных зон стран мира, в том числе и нашей. Монография была подготовлена Н. С. на основе богатых фактических данных, собранных ею в различных районах страны, а также на основе многочисленных материалов, которые хранятся как в БИН, так и в других отечественных и зарубежных гербариях.

В книге рассматривается 91 вид из 8 родов семейства акароспоровых. Для каждого из них дается оригинальное и детальное морфологическое описание, указываются хемотаксономические признаки, приводятся сведения по экологии и распространению в СССР, а также за рубежом. В общей части, кроме того, обсуждаются проблемы эволюции и филогении этого семейства.

К числу ценных работ по систематике относятся многочисленные статьи Н. С., посвященные проблемам номенклатуры и таксономии отдельных видов лишайников, а также статьи, в которых приводятся описания новых таксонов.

Заканчивая обзор научного творчества Нины Сергеевны Голубковой, хотелось бы подчеркнуть большую научную ценность ее работ по эволюции и филогении. Частично этих проблем она касалась в главе «Жизненные формы лишайников» книги «Анализ флоры лишайников Монголии». Несколько более детально эти вопросы рассмотрены ею в статье «Жизненные формы лишайников и лихеносинузии» (1989; совместно с Л. Г. Бязровым). В других работах, таких как «К происхождению и эволюции лишайникового симбиоза» (1988), «К вопросу о происхождении и путях эволюции лишайникового симбиоза» (в печати), она подходит к данным проблемам с более общих, фундаментальных позиций. Рассматривая процессы происхождения и исторического совершенствования их форм, она использует не только морфологические, но и цитологические, и физиолого-биохимические данные. В результате Н. С. приходит к выводу, что лишайники имеют гетерогенное происхождение, поскольку формируются в процессе симбиотрофных отношений водорослей и грибов различных таксономических групп.

В заключение нельзя не сказать, что Нина Сергеевна, будучи крупным ученым-лихенологом, имя которого хорошо известно и глубоко почитаемо не только в нашей стране, но и за ее пределами, всегда была и остается ныне чрезвычайно скромным, милым и доброжелательным человеком. Это привлекает к ней сердца всех близко знающих ее да и просто знакомых людей.

Хочу пожелать нашей дорогой Нине Сергеевне доброго здоровья, долголетия и дальнейших творческих успехов; не сомневаюсь, что к этому моему пожеланию присоединятся многие отечественные и зарубежные ботаники.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Н. С. ГОЛУБКОВОЙ

1959. Виды рода *Usnea* в Московской области // Бот. матер. отд. споровых растений Бот. ин-та им. В. Л. Комарова. Т. 12. С. 4—11.

Очерк флоры лишайников Московской области и смежных районов // Бот. журн. Т. 44. № 2. С. 153—161.

1960. Новые для Московской области виды лишайников // Бот. журн. Т. 45. № 10. С. 1537—1538.

1962. Флора лишайников Московской области: Автореф.. дис. . . . канд. биол. наук. Л. 19 с.

1964. *Gyrophora decussata* (Vill.) A. Z. в восточном секторе Антарктиды // Нов. сист. низш. раст. Т. 1. С. 225—235. (Совместно с В. П. Савичем).

1965. Географический анализ лихенофлоры Верхне-Волжского флористического района // Нов. сист. низш. раст. Т. 2. С. 179—193. (Совместно с В. П. Савичем).

Новый арктический лишайник // Там же. С. 169—172. (Совместно с В. П. Савичем).

Представители сем. *Acarosporaceae* из восточной части Антарктиды // Там же. С. 173—178. (Совместно с В. П. Савичем).

1966. Лишайники сем. *Umbilicariaceae* из Восточной Антарктиды // Нов. сист. низш. раст. Т. 3. С. 257—263.

Определитель лишайников средней полосы европейской части СССР. М., Л.: Наука. 256 с.

1967. Два новых вида лишайников из Антарктиды // Нов. сист. низш. раст. Т. 4. С. 281—285. (Совместно с В. П. Савичем).

Новый вид рода *Leptogium*, собранный на Памире // Там же. С. 286—289.

Редкие и интересные виды лишайников, новые для Смоленской области // Там же. С. 300—305. (Совместно с Л. Г. Бязровым).

1968. Лишайники западной части Земли Эндерби // Тр. Советской антарктической экспедиции. Т. 38. С. 247—253. (Совместно с В. П. Савичем и И. М. Симоновым).

1969. Виды рода *Lecidea* Восточного Памира, новые для флоры лишайников СССР // Нов. сист. низш. раст. Т. 6. С. 229—232.

Виды семейства *Usneaceae* в Восточной Антарктиде // Там же. С. 211—220. (Совместно с В. П. Савичем).

Лишайники Антарктиды // Атлас Антарктиды. Л.: Гидрометеоиздат. Т. 2. С. 488—492.

1970. Виды рода *Acarospora*, новые для флоры лишайников СССР // Нов. сист. низш. раст. Т. 7. С. 273—277.

О хемотаксономических особенностях некоторых антарктических видов рода *Neuropogon* Nees et Fw. // Там же. С. 277—282. (Совместно с И. А. Шапиро).

Первые местонахождения рода *Gonohymenia* Steiner в СССР // Там же. С. 266—273.

1971. К флоре лишайников Монгольской Народной Республики // Бот. журн. Т. 56. № 6. С. 777—786.

Новые и интересные виды лишайников холодных пустынь высокогорий Восточного Памира // Нов. сист. низш. раст. Т. 8. С. 231—243.

Новый вид *Pyrenocollema*, найденный в СССР // Там же. С. 243—249. (Совместно с Л. И. Бредкиной).

1972. Виды рода *Acarospora* холодных высокогорных пустынь Восточного Памира // Нов. сист. низш. раст. Т. 9. С. 214—233.

Лишайники оазиса Ширмахера // Тр. Советской антарктической экспедиции. Т. 60. С. 317—327. (Совместно с И. Н. Симоновым).

Новые для лихенофлоры СССР лишайники Восточного Памира // Нов. сист. низш. раст. Т. 9. С. 214—233.

1973. Новые виды лишайников для флоры СССР // Нов. сист. низш. раст. Т. 10. С. 200—206.

Новые виды рода *Toninia* Mass., найденные в Монгольской Народной Республике // Бот. журн. Т. 58. № 6. С. 838—840.

О некоторых подводных лишайниках рек Восточного Памира // Нов. сист. низш. раст. Т. 10. С. 224—234.

Основные проблемы изучения лихенофлоры Антарктиды // Тез. докл. V Делегатск. съезда ВБО. Ужгород. С. 372—374.

Первый систематический список лишайников Восточного Памира // Нов. сист. низш. раст. Т. 10. С. 206—223.

1974. Жизненные формы лишайников Антарктиды // Нов. сист. низш. раст. Т. 11. С. 55—75.

К изучению *Acarospora reagens* A. Z. emend. // Там же. С. 273—281. (Совместно с И. А. Шапиро).

О лишайниках Долины Озер Монгольской Народной Республики // Там же. С. 281—294. (Совместно с У. Цогтом).

О лишайниках южных пустынь Монгольской Народной Республики // Бот. журн. Т. 59. № 1. С. 43—52. (Совместно с У. Цогтом).

Особенности флоры лишайников Восточного Памира // Тез. докл. V конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана. Ашхабад. С. 81—83.

1975. Лишайники Восточного Памира // Нов. сист. низш. раст. Т. 12. С. 250—263.

(Рец.) A. Henssen, H. M. Jahns. Lichenes. Eine Einfürung in die Flechtenkude. Mit einem Beitrag von J. Santesson. Stuttgart // Бот. журн. Т. 60. № 5. С. 752—754.

1976. Виды рода *Acarospora* Massal. секции *Trochia* (Massal.) Magn. в СССР // Нов. сист. низш. раст. Т. 13. С. 150—170. (Совместно с И. А. Шапиро).

1977. Лишайники // Жизнь растений. М.: Просвещение. Т. 3. С. 379—470. (Совместно с Х. Х. Трассом).

Новые таксономические комбинации в роде *Sarcogyne* Flot. // Нов. сист. низш. раст. Т. 14. С. 186—187.

О географических связях лишайников Памира // Там же. С. 172—185.

Синузии эпигейных лишайников Восточного Памира // Там же. С. 163—172. (Совместно с Л. И. Бредкиной).

1978. Виды рода *Acarospora* Massal. подрода *Xanthothallia* H. Magn. в СССР // Нов. сист. низш. раст. Т. 15. С. 156—175. (Совместно с И. А. Шапиро).

Влияние роста города на лишайники и лихеноиндикация атмосферных загрязнений г. Казани // Бот. журн. Т. 63. № 8. С. 1145—1154. (Совместно с Н. В. Малышевой).

Лишайники семейства *Acarosporaceae* во флоре Средней Азии // Тез. докл. VI конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана. Душанбе. С. 283—284.

Сем. *Acarosporaceae* // Определитель лишайников СССР. Л.: Наука. Вып. 5. С. 137—292.

Сем. *Umbilicariaceae* // Там же. С. 89—136. (Совместно с В. П. Савичем).

1979. *Acarospora fulva* Golubk. — новый вид лишайника из Монголии // Нов. сист. низш. раст. Т. 16. С. 129—133.

Виды рода *Umbilicaria* Hoffm. emend. Frey в СССР и их хемотаксономическое изучение // Там же. С. 133—152. (Совместно с И. А. Шапиро).

Лишайники семейства *Acarosporaceae* во флоре СССР // Матер. V конф. по низшим растениям Закавказья. Баку. С. 113.

Лишайники Татарии. I. Систематический состав флоры и его сравнение с составом некоторых других флор // Вестн. ЛГУ. Биология. № 21. С. 29—37. (Совместно с Н. В. Малышевой и В. М. Шмидтом).

Хемотаксономическое изучение некоторых лишайников СССР // Матер. V конф. по низшим растениям Закавказья. Баку. С. 114. (Совместно с И. А. Шапиро).

1980. Желтоокрашенные виды рода *Acarospora* Massal. в Монголии // Нов. сист. низш. раст. Т. 17. С. 120—134.

Лишайники Волжско-Камского государственного заповедника // Бот. журн. Т. 65. № 5. С. 699—703. (Совместно с Н. В. Малышевой).

Лишайники Татарии. II. Экологическое распределение лишайников по субстратам. Роль субстрата в географическом распространении лишайников // Вестн. ЛГУ. Биология. № 15. С. 45—55. (Совместно с Н. В. Малышевой и В. М. Шмидтом).

О плодовых телах кочующих лишайников *Aspicilia lacunosa* Mereschk. и *Lecanora baranowii* Poelt. // Нов. сист. низш. раст. Т. 17. С. 116—120.

1981. Конспект флоры лишайников Монгольской Народной Республики. Л.: Наука. 200 с.

Лишайники Татарии. III. Географический анализ лихенофлоры // Вестн. ЛГУ. Биология. № 9. С. 30—36. (Совместно с Н. В. Малышевой и В. М. Шмидтом).

Неморальный элемент во флоре лишайников Монголии // Брио-лихенологические исследования высокогорных районов и Севера СССР. Апатиты. С. 84—85.

Об эволюции и филогении акороспоровых лишайников // Филогения низших растений. Матер. VI Московск. совещ. по филогении растений. М. С. 19—22.

1982. Род *Sporastatia* Massal. в СССР // Нов. сист. низш. раст. Т. 19. С. 131—143.

Таксономическая значимость химического признака в родовой диагностике лишайников семейства *Usneaceae* // Экология и биология низших растений. Минск. С. 220—221. (Совместно с И. А. Шапиро).

1983. Анализ флоры лишайников Монголии. Л.: Наука. 248 с.

Географический анализ флоры лишайников Монголии // MVR Symposium 1983. Erforschung biologischer Ressourcen der Mongolischen Volksrepublik. Halle. С. 34—36. (На русск. и нем. яз.).

Гляциальная и перигляциальная группы реликтов во флоре лишайников Монголии // Матер. VI конф. по низшим растениям Закавказья. Тбилиси. С. 150—151.

Лишайники // Природа Ленинградской области и ее охрана. Л.: Лениздат. С. 74—77.

Особенности систематической структуры лихенофлоры Монголии // Тез. докл. VII Делегатск. съезда ВБО. Донецк. С. 76.

1984. Лишайники // Сухие степи МНР. Л.: Наука. С. 66—79.

Некоторые итоги ареалогического анализа флоры лишайников Монголии // Тез. докл. VII конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата. С. 330.

Флорогенетический анализ лишайников Монголии: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Л. 49 с.

1985. (Рец.) Galloway D. J. Flora of New Zealand Lichens // Бот. журн. Т. 71. № 5. С. 706—708.

1986. К итогам изучения флоры лишайников МНР // Природные условия и биологические ресурсы МНР. М.: Наука. С. 71—72.

1987. Хемотаксономическое изучение лишайников рода *Evernia* Ach. Советского Союза // Нов. сист. низш. раст. Т. 24. С. 144—151.

1988. К происхождению и эволюции лишайникового симбиоза // Тез. докл. VIII Делегатск. съезда ВБО. Актуальные вопросы ботаники в СССР. Алма-Ата. С. 143.

Лишайники семейства *Acarosporaceae* Zahlbr. в СССР. Л.: Наука. 127 с.

1989. Жизненные формы лишайников и лихеносинузии // Бот. журн. Т. 74. № 6. С. 794—805. (Совместно с Л. Г. Бязровым).

Совещание, посвященное проблемам экспериментальной лихенологии // Бот. журн. Т. 74. № 4. С. 570—573. (Совместно с Е. А. Вайнштейн).

1990. *Acarospora putoranica* Golubk. et Zhurb. — новый вид лишайника с плато Путорана // Нов. сист. низш. раст. Т. 27. С. 101—106.

Современное состояние исследований в области лихенологии в СССР // Ботаника (Минск). № 30. С. 47—53.

Б. А. Томилин

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 12 V 1992

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9(470.311)

© 1992

Флористические исследования в Московской области. — М.: Наука, 1990. 191 с. Т. 850 экз.

K. V. KISELYEVA, V. S. NOVIKOV, V. N. TIKHOMIROV. (*A REVIEW*). FLORISTIC INVESTIGATIONS IN THE MOSCOW REGION. 1990

Сборник «Флористические исследования в Московской области» включает в себя три обстоятельных конспекта — адвентивных видов, водных и прибрежных растений, мохообразных. Выделение из общего состава флоры области этих групп весьма актуально, так как именно о них мы не имеем достаточно полных и современных систематизированных сведений; многие флористы, и особенно геоботаники, избегают посещения явно нарушенных и замусоренных территорий, флору водоемов обследуют лишь с берегов, мхи же (даже играющие заметную роль в растительном покрове) вообще выпускают из поля зрения. «В свете задач мониторинга, — пишет в предисловии к сборнику его ответственный редактор А. К. Скворцов, — резко возрастает значение ряда групп растений, которые для традиционной флористики находились на втором плане или даже вовсе в пренебрежении». С этим нельзя не согласиться. Материалы сборника — наглядное подтверждение этого.

В «Конспект флоры адвентивных растений Московской области» М. С. Игнатов, В. В. Макаров и А. В. Чичев, много лет занимающиеся изучением флоры области, и в особенности адвентивными растениями, предприняли попытку свести все данные о заносных видах, известные с конца XVIII в. по гербарным материалам и литературным источникам. Список содержит около 600 видов растений, в том числе и те, которые указывались для области ошибочно. Каждый вид снабжен подробным комментарием, где помимо характеристики его географической и экологической принадлежности отмечается (по возможности) время его появления (первая регистрация в области) и прослеживается его дальнейшая судьба; почти везде есть ссылки на личные наблюдения авторов. Интересна оригинальная классификация адвентивных видов, разработанная авторами, — разделение их на 4 группы по степени устойчивости, способности к расселению и освоению различных местообитаний. К сожалению, в списке видов не указана принадлежность их к той или иной группе (сделать это было бы очень легко с помощью условных значков или букв), что снизило его информативность. Своеобразна и трактовка терминов «занесенный» и «дичающий» виды; последний авторы относят ко всем видам, ускользнувшим из культуры, независимо от их устойчивости.

В заключительной части работы авторы всесторонне анализируют адвентивную флору (распределение по группам, упомянутым выше, местообитаниям, по происхождению, периодам заноса, жизненным формам; распределение по семействам в сравнении его с аборигенной флорой и пр.). Заслуживает упоминания и специальное выделение адвентивных видов из близлежащих западных областей (*Holcus mollis, Sieglingia decumbens, Corynephorus canescens, Scle-*

ranthus perennis [1] и др.). Границы этих видов могут быть транзитивными, появление их в Московской обл. можно считать результатом естественного процесса распространения на восток.

Адвентивные растения относятся к группе растений, весьма подвижных во времени и по отношению к местам произрастания. Понятно, что состав их претерпевает изменения, он будет пополняться и корректироваться. В рецензируемой работе авторам удалось учесть практически все находки этих видов в области, хотя некоторые пропуски, конечно, есть. Так, к их числу нужно было бы отнести и *Juncus inflexus* L., найденный в долине р. Оки у д. Зиброво в 1975 г. Е. В. Бабаевой, Л. И. Кулешовой, В. Р. Филиным (MW), т. е. значительно севернее его основного ареала. Не учтены и данные ряда других исследователей, подтвержденные гербарным материалом или известные по достоверным устным сообщениям.

Хотим обратить внимание авторов на то, что *Asplenium ruta-muraria* следовало либо исключить из состава флоры Московской обл. (что, вероятно, правильнее всего), либо перевести в категорию видов, ошибочно приводившихся в результате неправильного определения. Включение вида в «Определитель растений Московской области» (1966), как известно, было основано на устном сообщении В. И. Соболевского. В гербарии, принадлежавшем В. И. Соболевскому, сборы костенца отсутствовали. В 1957—1958 гг. К. В. Киселева и С. М. Разумовский, в те же годы и позже В. Н. Тихомиров неоднократно тщательно обследовали старые каменоломни, расположенные на левобережье р. Москвы ниже с. Тучкова, откуда указывался вид, пользуясь подробным планом-схемой, специально составленной В. И. Соболевским. *Asplenium ruta-muraria* в каменоломнях отсутствовал, но везде на известняковых стенах в массе имелся *Cystopteris fragilis* на всех стадиях развития, молодые экземпляры которого иногда габитуально напоминают костенец, что, по-видимому, и ввело в заблуждение В. И. Соболевского. Более ранние флористы тоже иной раз принимали за *Asplenium* молодые растения не только *Cystopteris*, но и *Athyrium filix-femina*.

Анализ адвентивной флоры области по степени натурализации, проведенный авторами работы, дал неожиданный, на наш взгляд, и вместе с тем обнадеживающий результат: из 585 видов этой флоры группу активно расселившихся или расселяющихся (голоэпекофитов) составляют всего 32 вида (5.5 %), остальные же лишь более или менее удерживаются в местах заноса. Впечатляет общее число видов адвентивной флоры, иллюстрирующее не только интенсивность грузовых и пассажирских потоков, обширные связи Москвы и Московской обл. с различными регионами в России и вне ее, но и весьма высокую интенсивность хозяйственной деятельности в данном регионе, резкую нарушенность естественного растительного покрова.

В работе «Конспект флоры водоемов Московской области» А. В. Щербаков приводит список водных и прибрежных растений, содержащий 144 названия. Для его составления от автора потребовались исследования в течение 6 лет, разработка специальной методики полевых работ и обработки материала. Территория всей области была разбита на квадраты со стороной в 10 км, в каждом из которых было сделано хотя бы одно описание. Реки были обследованы преимущественно точечным методом, при котором описания составлялись на отрезке длиной 0.8—1.5 км; все крупные водоемы были пройдены на лодке. Большое внимание уделялось распространению вида в области. Для его характеристики автор разработал шкалу встречаемости из 8 ступеней; каждая ступень характеризовалась определенными числовыми параметрами, позволяющими исключить субъективный момент. Такое детальное обследование позволило не только уточнить распространение многих (особенно редких) видов, но и обнаружить новые (например, *Potamogeton rutilus*, *Elodea densa*, *Lemna gibba*).

---

[1] Таксоны, приведенные в рецензируемой книге, в настоящей статье даются без авторов.

Однако автору не удалось избежать искажений в представлении о действительной встречаемости ряда видов, которые свойственны не только прибрежной полосе водоемов; они растут главным образом на переувлажненных местах, непосредственно не связанных с водоемами (*Caltha palustris*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Galium uliginosum* и др.). Более того, нам представляется ошибочным включение автором в конспект флоры водоемов, кроме водных и земноводных, еще и прибрежных видов, сам состав которых всегда вызывает споры и разночтения, а зачастую оказывается неполным. Не удалось избежать этого и А. В. Щербакову: в конспекте, например, есть *Thelypteris palustris* и нет *Carex lasiocarpa* L., есть *Eleocharis ovata* и нет *Juncus articulatus* L., есть *Armoracia rusticana* и нет *Triglochin palustre* L., есть *Bidens tripartita* и нет *Petasites spurius* (Retz.) Reichenb. и т. д.

Особо следует отметить работу М. С. Игнатова и Е. А. Игнатовой по бриофлоре области. Эта сводка — результат 7-летней полевой работы авторов, критического изучения ими гербарного материала и проработки всей региональной бриологической литературы. Несомненная заслуга авторов — очень детальные, точные и тонкие экологические и ценотические характеристики всех видов, которые им приходилось наблюдать в природе, а также анализ распространения некоторых видов, преимущественно редких. В этом плане особенно интересны комментарии авторов к таким видам, как *Oligotrichum hercynicum*, *Atrichum flavisetum*, *Fissidens incurvulus*, *Dicranum bonjeanii*, *Trematodon ambiguus*, *Paludella squarrosa*, *Neckera pennata*, и многим другим. В списке приводится также 16 заведомо неправильно определенных видов, указывавшихся ранее для бриофлоры области, и 17 видов, указания на произрастание которых в этом регионе по разным причинам представляются сомнительными. К сожалению, авторы не сочли нужным подразделить 326 видов списка не только на семейства, но даже на порядки и классы, что, несомненно, делает затруднительным использование этой работы для неспециалистов.

Все сведения, приводимые авторами в комментариях к каждому виду, суммируются и анализируются в заключительной части работы. Наиболее интересны здесь разделы «Историческая динамика бриофлоры Московской области» и «Охрана мохообразных Московской области». Как выясняется, из бриофлоры области практически исчезли (не найдены авторами) 30 видов, собранных или достоверно указанных в середине XIX—начале XX вв.; для многих видов заметно сократилось число местонахождений, особенно в окрестностях Москвы. В то же время бриофлора обогатилась 14 видами, в основном заносными. Заслуживает упоминания взгляд авторов на проблему охраны мхов в области. Они считают, что если для сохранения определенной группы видов вполне достаточно охраны территории их произрастания, то для видов, связанных с недолговечными местообитаниями, следует искусственно создать условия для их существования или (как и в случае уничтожения местонахождений в результате хозяйственной деятельности) перенести (пересадить) их в другие аналогичные экотопы. Сами авторы пересадили 3 вида мхов совместно «с рядом реликтовых сосудистых растений» (с. 175) из Тверской обл. на болото в Красногорском районе. Подобные действия (к сожалению, авторы здесь не первые и, вероятно, не последние), если уж они входят в практику, должны быть строго документированы и обязательно опубликованы в общедоступных изданиях во избежание в будущем ошибочных суждений флористов и фитоценологов. Да и целесообразность подобных акций, поскольку переносятся в новые условия элементы других, не свойственных данной местности популяций, представляется весьма сомнительной. По этому поводу продолжается дискуссия как в узком кругу ученых, так и среди деятелей в области охраны природы как на государственном уровне, так и в международном масштабе. Выработаны рекомендации, ориентирующие на большую осторожность и высокий профессионализм в воздействии на природу; согласно этим рекомендациям, в одиночку, по собственному усмотрению ботаник (или зоолог) не имеет права решать вопросы, связанные со всякого рода интродукцией, реинтродукцией, акклиматизацией и тому подобными мероприятиями. То, что мы позволяем себе подобные действия, свидетельствует только о недостаточной научной культуре и о непонимании своей ответственности перед следующими поколениями, даже если мы — каждый сам по себе — движимы самыми благими намерениями.

В целом очередной выпуск «Флористические исследования. . .», изданный Главным ботаническим садом, заслуживает высокой оценки. Обилие новых сведений (особенно по адвентивной флоре) свидетельствует о том, что интерес к флоре области не ослабевает. В связи с этим еще резче подчеркивается давно назревшая необходимость переиздать или издать новый «Определитель растений Московской области», потребность в котором очень велика.

К. В. Киселева, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров

Ботанический сад
Московского университета им. М. В. Ломоносова

Получено 15 V 1992

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 061.3 : 581.5
© 1992

СОВЕЩАНИЕ «ФАКТОРЫ И МЕХАНИЗМЫ ЕСТЕСТВЕННЫХ СМЕН РАСТИТЕЛЬНОСТИ» (III—IV 1992, САНКТ-ПЕТЕРБУРГ)

B. A. YURTSEV. THE CONFERENCE «FACTORS AND MECHANISMS OF THE NATURAL SUCCESSIONS OF VEGETATION» (III—IV 1992, ST.-PETERSBURG)

С 30 марта по 2 апреля 1992 г. в Санкт-Петербурге проходило совещание «Факторы и механизмы естественных смен растительности», организованное Секцией флоры и растительности Российского ботанического общества. В нем приняли участие 105 человек из Санкт-Петербурга (80 человек из 9 учреждений) и Москвы (24 из 8 учреждений), а также из Центрально-Сибирского государственного заповедника. Совещание проходило при высокой заинтересованности и активности участников. В первые 3 дня на 6 заседаниях заслушаны 22 доклада и сообщения, последний день был целиком посвящен заключительной дискуссии, итоги которой отражены в приведенном далее документе.

Меморандум, принятый участниками совещания «Факторы и механизмы естественных смен растительности»

1. Изучение сукцессионных отношений существующих сообществ (коренных и производных) в разных фитохориях (биохориях), выяснение факторов и механизмов их смен — фундаментальная проблема экологии и геоботаники, тесно связанная с базовыми концепциями флористики, биогеографии и палеогеографии, ландшафтоведения, один из важных подходов к пониманию биологического разнообразия и путей его поддержания. Значение проблемы резко возросло в связи с угрозой нового экологического кризиса биосферы, связанного с глобальным и региональными эффектами хозяйственной деятельности человека. Проблема имеет прямой выход на экологическое прогнозирование, экологический мониторинг, планирование мер охраны природы, устойчивое природопользование, восстановление нарушенных экосистем, создание искусственных и т. д.

2. Для современного этапа изучения сукцессий в мировой геоботанике характерен перенос главного внимания с разработки гипотетических схем сукцессионных отношений всего разнообразия сообществ на расшифровку конкретных факторов и механизмов сукцессий в конкретных рядах смен, а также на анализ механизмов поддержания устойчивости сообществ, в особенности климаксных (это нашло отражение и в самой формулировке темы совещания).

Среди перспективных и актуальных разделов этих исследований в заслушанных докладах нашли отражение следующие: расшифровка взаимоотношений конкретных видов (в особенности эдификаторов и доминантов) в ходе сукцессий, желательно с включением в анализ гетеротрофов-редуцентов и консументов (животных, грибов, микроорганизмов); изучение изменений особенностей биологического круговорота, а также смены экологических режимов в ходе сукцессий, изучение форм накопления изменений среды в ходе жизнедеятельности сообществ; популяционные механизмы смен обществ, их моделирование; изучение роли в сукцессионных процессах видов с разной жизненной стратегией (в частности, репродуктивной), изучение сукцессионных стратегий растений (их места и роли в сукцессионных рядах); отображение динамических процессов в растительном покрове на специальных и общих картах растительности (в разных масштабах) с особым вниманием к динамике границ, экотонам и т. д.; постановка многолетних (в идеале — многовековых) наблюдений за динамикой растительности на постоянных полигонах; создание разновременных карт растительности для одной и той же территории с учетом ранее созданных карт, использованием археологических, исторических, дендрохронологических, лихенометрических свидетельств; изучение роли разномасштабных циклических процессов для поддержания стабильности сообществ и экосистем (в частности, роли «лесных окон», голых пятен в тундровых сообществах и др.). Все чаще при изучении сукцессий применяются математическое моделирование и эксперимент.

3. Специальное внимание в ходе совещания было уделено месту работ ботаников и зоологов — последователей С. М. Разумовского (научное направление работ которого представляет собой развитие ряда ключевых идей Клементса — основоположника учения о сукцессиях) в общей цепи задач по изучению сукцессий.

В числе достоинств этого направления: охват сравнительным анализом сукцессионных отношений в рамках всех сообществ широкопонимаемого «ботанико-географического района» (фитохории); представление о единой сукцессионной системе как об исторически сложившемся интегрированном гомеостате; стремление классифицировать все виды флоры по их отношению к сукцессионной динамике; сравнение сукцессионных систем различных фитохорий как основание для их ботанико-географического районирования и как одно из оснований для познания флорогенеза и филоценогенеза.

Представляется очевидным, что весьма трудоемкий аналитический подход к изучению факторов и механизмов сукцессий едва ли следует применять к случайно избранным объектам и что предварительный обзор сукцессионных отношений (пусть даже провизорно намеченных на основе полевых наблюдений и обработки описаний) в целостной элементарной фитохории в принципе должен предшествовать сознательному выбору объектов для анализа, эксперимента и моделирования.

4. Отсутствие «официального» признания работ С. М. Разумовского и возникавшие в связи с этим трудности с их публикацией привели к обособлению его сторонников (среди которых зоологов оказалось больше, чем ботаников) в некую замкнутую общину, члены которой легко понимают друг друга; негативной стороной этого явилась подчас недостаточная критичность в принятии гипотетических сукцессионных схем для обширных ботанико-географических районов. В целом же разобщенность разных групп исследователей сукцессионной динамики сообществ и экосистем, если она сохранится, станет существенным тормозом для развития науки о сукцессиях и может привести к стагнации.

5. Подкупающая логической стройностью концепция сукцессионной системы С. М. Разумовского базируется на ряде постулатов, которые требуют не только разносторонних доказательств, но и выяснения факторов и механизмов соответствующих явлений и процессов. Следующие постулаты в ходе совещания стали предметом дискуссии:

а) абсолютизация детерминированности сукцессий, недоучет возможных вариантов, недооценка роли стохастических процессов;

б) абсолютизация дискретности сообществ, отрицание таксономического континуума, попытка свести его к артефакту методики; с этим логически связана «миниатюризация» природных контуров сообществ;

в) абсолютизация автономности сукцессий растительности, недостаточное внимание к гетеротрофным компонентам, трактуемым как внешние агенты; между тем только целостный биоценоз (и его экосистема) обладает механизмами саморегуляции и относительной устойчивостью, обеспечивает «эндоэкогенез»;

г) идеализированная концепция моноклимакса (впрочем, не являющаяся краеугольным камнем общей системы взглядов синдинамической школы). Она заведомо недоказуема (и практически неосуществима) для многих элементов «фитоландшафтов» и часто вступает в противоречие с идеей климатической обусловленности климакса (при доказанной разномасштабной цикличности его изменений). Отсюда попытки распространить ареал таежных климаксов на тундровую зону или темнохвойнотаежного — на область светлохвойной тайги, усложнение системы понятий и терминов для описания устойчивых стадий сукцессий (с помощью различных «субклимаксов» и т. д.). Сюда же относятся попытки интерпретировать сукцессионные системы более северных подзон тундровой зоны в широком понимании (включая полярные пустыни) как постепенное, многоэтапное исключение терминальных стадий сукцессионных рядов более южной подзоны (включение климатически резко различающихся северных подзон в ареал климакса южных тундр), несмотря на существенное изменение к северу состава плакорных сообществ, принципиально отличный тип баланса органического вещества в северных подзонах;

д) серьезной проверки требует универсальность идеи о том, что основой устойчивости климаксных сообществ (во всех биомах) является равновесный баланс органики, понимаемый обычно как имманентное свойство почвообразования в данном сообществе при данном климате. Альтернативной моделью стабильного состояния сообщества может служить модель постоянного его обновления по частям в ходе микросукцессий (вывалы древостоя вследствие естественного отмирания деревьев, ветровала, пожаров, грибных и зоогенных повреждений; разные типы пятнообразования в тундре). Существенный фактор сведения баланса органики — деятельность животных-консументов, без учета которой невозможно объяснить устойчивость, например, степных климаксов. Наконец, заслуживает анализа тот факт, что в пределах Гипоарктики (северная тайга, лесотундра, южные тундры) устойчивые (в том числе зональные, плакорные) позиции занимают сообщества с перекрывающими минеральные горизонты почвы органогенными «подушками», ограниченная мощность которых свидетельствует о том, что она достаточно жестко контролируется;

е) упрощение системы сукцессионных стратегий, сведение ее к двум контрастным типам: ценофилов с немногими подразделениями (фактически «сукцессиофилов») и ценофобов («сукцессиофобов»), дискриминации «ценофобов» (исключение их из элементарной флоры), проведение границ «ботанико-географических районов» не по границам «ценоареалов», а во многих случаях по общим границам ареала «ценофилов», что приводит к очень широкому пониманию элементарных флор и ботанико-географических районов. Насущно необходима более детальная классификация сукцессионных стратегий с большим числом различаемых градаций. Опыт показывает, что в ряде случаев виды, заведомо ценофобные, являются ключевыми для разграничения фитохорий (включая эндемиков рангов секции, рода и др.);

ж) во всех случаях настоятельно требуется проверка гипотез о направлениях сукцессий в каждом ботанико-географическом районе с использованием различных методов и выяснением современных терминальных стадий рядов смен.

Разрешение указанных вопросов можно считать общей задачей науки о сукцессиях безотносительно к существующим направлениям или школам. В число общих задач входят также создание банка данных о разнообразии сукцессий и сукцессионных стратегий видов для всех биомов, типизация сукцессионных рядов, оценка характерного времени сукцессий и его изменения в конкретных рядах, выявление согласованности процессов с разным характерным временем. Особый интерес представляет также изучение направленных изменений сукцессионных систем в рядах нарастания экстремальности (например, по уменьшению теплообеспеченности лета, нарастанию аридности).

6. В ряде выступлений отмечалась близость многих элементов концепции сукцессионной системы (сопоставляемой с элементарной флорой) и концепции флоры как системы популяций всех видов растений, населяющих данную территорию (в частности, концепции элементарной региональной флоры). Хотя существование тенденции к сближению терминальных стадий разных сукцессионных рядов (в данной сукцессионной системе) едва ли можно отрицать (безотносительно к числу климаксов), в основе целостности сукцессионной системы лежит прежде всего целостность флоры как исторически и экологически обусловленной системы видов, сообитающих и взаимодействующих на сложно расчлененной территории с единым макроклиматом. Этот подход дает ключ к расшифровке пространственно-временной системы экологических ниш в рамках элементарной фитохории, к пониманию ее биологического разнообразия и ее устойчивости к флуктуациям среды. Перестройку сукцессионной системы при существенных изменениях климата иногда сводят к изменению положения сообществ конкретных серий в расчленении рельефа (простому перемещению), тогда как при этом обычно изменяется и сама сочетаемость видов (закономерности ассоциирования) за счет резкого расширения эколого-ценотической амплитуды одних групп видов и сужения (вплоть до перехода в реликтовое состояние) других.

7. Континуальность и дискретность пространственной структуры растительного покрова, стохастичность и детерминированность в функционировании систем (при их логическом взаимоисключении как понятий) соответствуют комплементарным (а не взаимно исключающим!) подходам к изучению биоты. В частности, дискретность выступает на первый план, когда ставится задача понять различные типы сообществ как структурно-функциональные системы или при их существовании в околопороговой области значений лимитирующих факторов среды.

8. Успех в дальнейшем изучении сукцессий сообществ и экосистем в значительной степени зависит от конструктивного взаимодействия различных подходов и методов в области данной единой и крупной проблемы.

Участники совещания выражают признательность его организаторам. Было решено опубликовать настоящий меморандум и хронику совещания в Ботаническом журнале, а также издать доклады в форме депонированного сборника. Следующее совещание по проблемам изучения сукцессий (с более широким привлечением помимо ботаников также зоологов и почвоведов) намечено провести в Москве в конце 1992 г.

Председатель Секции флоры и растительности
Российского ботанического общества
Б. А. Юрцев

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 1 VI 1992

В РОССИЙСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.315 : 006.3(571.6)
© 1992

ПРИМОРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА В 1991 ГОДУ

Lar. N. VASIL'YEVA. THE PRIMORYE BRANCH OF THE BOTANICAL SOCIETY IN 1991

В 1991 г. члены Приморского отделения провели 7 собраний, на которых заслушали 11 докладов и сообщений.

В. В. Татаринов (Тихоокеанский институт географии) сделал доклад на тему «Мониторинг генетических процессов в сингамеонах елей Евразии». В условиях возрастающего использования ресурсов в таежной зоне и обеднения генофонда в популяциях ее основного лесообразователя (разных видов ели) возникла необходимость в изучении возможности организации мониторинга в сингамеонах елей на уровне популяций. В узком смысле слова сингамеон — это группа гибридизирующих видов и подвидов. На примере исследования современного состояния структуры сингамеона елей Восточно-Европейской равнины докладчик показал возможность ретроспективного обзора и прогнозирования тенденций будущих изменений фенотипического состава популяций ели. Эта работа находится на стыке наук — систематики, палеогеографии, генетики, лесоведения, эволюционного учения, палеоботаники. Применялись палеоботанические и морфологические методы. Результаты исследования важны для выработки стратегии в лесовосстановлении и лесопользовании.

Н. С. Пробатова (Биолого-почвенный институт, БПИ) выступила с докладом «Числа хромосом и систематика злаков флоры СССР». Рассматривался кариологический метод с точки зрения его применимости к систематике злаков, которые являются удобным объектом для изучения чисел хромосом. Все события, происходящие в эволюции злаков, обычно отражаются на числе хромосом. Зная это число наряду с достаточно полной изученностью других признаков, можно почти с уверенностью говорить о естественности групп, об их историческом прошлом, о миграциях. В настоящее время злаки изучены лучше других групп растений, тем не менее числа хромосом известны только для 1/3 злаков мира. На Дальнем Востоке встречается 1/2 родов злаков, имеющихся в СССР, но едва ли 1/3 видов. Получены данные о хромосомных числах для 70 % видового состава злаков Дальнего Востока. Наиболее полно изучены крупные роды (*Poa*, *Calamagrostis*, *Festuca* и др.). В кариологических анализах имеют значение основное число хромосом, уровень плоидности, стабильность основного числа в группах различных рангов (внутриродовые таксоны, роды, трибы, подсемейства). Гетерогенность вида хорошо устанавливается по числам хромосом. Распределение уровней плоидности также бывает показательным для некоторых групп. Встречаются группы с переменной плоидностью, но при одном и том же основном числе (например, 7). Вероятно, существует пучок филумов, обладающих различными основными числами, между которыми происходили и происходят гибридизационные процессы. Гибридные таксоны нередко распознаются по повышенным уровням плоидности или по усложнению основных чисел хромосом.

Д. Д. Басаргин (Тихоокеанский институт биоорганической химии) изложил свои размышления в докладе «Некоторые особенности методологических концепций школ В. Л. Комарова и Н. И. Вавилова».Проблема вида и видообразования — одна из центральных биологических проблем. Для В. Л. Комарова вид представлялся как абстрактное явление, реальной он считал географическую расу. Позднее по мере развития своих взглядов он стал рассматривать вид как реальное явление и продукт эволюционного процесса. В 1927 г. уже сформулирован «камчатский афоризм»: вид — морфологическая система, помноженная на географическую определенность. Однако это определение не раскрывало природы вида как своеобразного этапа эволюционного процесса. Самому В. Л. Комарову не нравилось слово «система» в определении, и он его отбросил; сложилось представление о виде как о племенной общности (совокупности поколений). В этом определении нет ничего, что утверждало бы вид как фундаментальную единицу: нет особых признаков вида. Оппоненты В. Л. Комарова говорили, что недостатком является также отсутствие экологических и физиологических признаков в определении. Н. И. Вавилов освещал этот вопрос несколько иначе, представляя линнеевский вид именно как систему, связанную в своем генезисе со средой и ареалом, подчиненную закону гомологических рядов. Вид — это совокупность генотипов или совокупность признаков. Раса — это элементарная единица вида, который рассматривается как система соподчиненных внутривидовых форм. В. Л. Комаров, будучи сторонником концепции таксономической неделимости вида, выступил против подобных взглядов Н. И. Вавилова, особенно против внутривидовой иерархии. Именно здесь между двумя школами возникли расхождения, которые выразились в существовании двух видовых «стандартов» — политипического и монотипического. Однако теперь пришло время синтеза, и нужно сближать эти две школы. Каждый вид воплощает в себе одновременно и мономорфизм, и полиморфизм. Нет принципиального различия между концепциями В. Л. Комарова и Н. И. Вавилова.

Н. А. Крупянко (БПИ) выступила с докладом «Синузиальная структура травяного яруса кедрово-широколиственных лесов Приморья». Рациональное использование и охрана кедровых лесов требуют самых разносторонних знаний об этом уникальном природном комплексе. Вопросы структуры кедровников, и особенно синузиального сложения травяного покрова, остаются слабо освещенными. Синузиальная структура (СС) фитоценоза является тонким индикатором экологических условий местообитания. Анализ СС имеет большое значение для классификации растительности. По составу синузий как наиболее экологически и фитоценотически однородных структурных групп растений можно судить о степени сходства и различия сравниваемых сообществ, о месте их в классификационной системе. Между типами леса и СС травяного покрова кедровников тесной связи не выявлено. Это можно объяснить широкой экологической амплитудой видов, образующих синузии травяного яруса, их взаимозаменяемостью, а также нивелирующим влиянием лесной фитосреды. Достаточно четко по травяному ярусу отграничиваются лишь кедровники крайних мест обитаний, т. е. сухих и сырых. В средних ступенях увлажнения синузиальное сложение травяного покрова очень разнообразно. В отличие от бореальных лесов конкретное сочетание доминирующих синузий травяного яруса в различных фитоценозах существенно варьирует и не имеет четкого индикационного и классификационного значения. Однако в целом вся эта совокупность неморальных трав формирует характерный травяной ярус кедрово-широколиственных лесов.

Н. Б. Верховская (БПИ) сделала доклад на тему «О возможности реконструкции растительности прошлых эпох по спорово-пыльцевым спектрам древних культурных слоев Приморья». Для интерпретации результатов спорово-пыльцевого анализа четвертичных отложений широко используется сопоставление ископаемых и современных спектров, получаемых обычно из аллювиальных озерных осадков и почв. Спектры современных культурных слоев никем не изучались, хотя это совершенно необходимо для понимания условий их формирования. Чтобы убедиться в возможности использования спорово-пыльцевых спектров для реконструкции, были собраны пробы в ряде районов Приморья из современных культурных слоев, а также из аллювия рек и поверхностного слоя почвы. Результаты анализа показали хорошую выдержанность таксономического состава и количественных соотношений древесной пыльцы во всех спектрах. Содержание пыльцы трав в спектрах культурных слоев оказалось несколько завышенным за счет сорных растений, доминанты среди которых существенно менялись. В древесной группе во всех пробах обильна пыльца сосны корейской (известной под названием кедра корейского), что отражает широкое распространение кедрово-широколиственных лесов на изучаемой территории. Спорово-пыльцевые спектры из культурных слоев, как и спектры других типов отложений, отражают зональный тип растительности и могут быть успешно использованы для реконструкции растительности прошлых эпох. Наиболее интересные результаты были получены при изучении культурных слоев голоцена. Считалось, что в это время растительность не очень отличалась от современной. Однако спектры оказались совершенно необычными: в них не было ничего похожего на южную тайгу. Наблюдались принципиально другой состав древостоя и наличие безлесной растительности. Можно сделать вывод, что в недавнем прошлом в Приморье была распространена лесостепная растительность с преобладанием видов рода *Betula*. В период Бахайского государства (около 1000 лет назад) на территории Приморья были многочисленные средневековые поселения с развитыми скотоводством и земледелием. По мнению докладчика, природные процессы более динамичны, а растительность перестраивается быстрее, чем мы привыкли думать.

Н. К. Христофорова (Дальневосточный государственный университет) в докладе «Изменение минерального состава морских макрофитов в связи с эволюцией биосферы» осветила вопросы эволюции гидросферы и атмосферы. В период бескислородной атмосферы палеоокеан был насыщен различными химическими элементами. В происходящих в океане процессах брожения участвовали дегидрогеназы и цинк. Вероятно, именно в это время появились фотосинтезирующие пурпурные бактерии, в которых много цинка и железа. Синезеленые и красные водоросли тоже очень богаты цинком и железом, что заставляет думать, что они возникли примерно в то же время. В результате их жизнедеятельности в атмосфере появился кислород, в связи с чем возникла потребность в более мощных дегидрогеназах и редуктазах. Большую роль начинают играть никель, титан, медь и марганец. Роль марганца в океане менялась. В синезеленых водорослях его мало. Переход питания от гетеротрофного к автотрофному ведет к повышению концентрации марганца. Животные никогда его не накапливают, как и медь; только в устрицах много меди, отчего зеленые устрицы ядовиты. Всем ходом химической эволюции биосферы, особенно эволюции дегидрогеназ и редуктаз, обусловлены особенности минерального состава современных организмов. Несходство в преобладании тех или иных элементов связано с тем, что минеральный состав, например, водорослей как бы отражает тот химический состав среды, который существовал во время их появления. Изучение минерального состава водорослей также важно для потребительских целей. Например, японцы употребляют в пищу до 80 видов бурых водорослей. В составе ламинарии много альгинатов; альгиновые кислоты связывают многие элементы, особенно тяжелые, поэтому ламинария — лучшее средство для очищения среды. Марганца много только в чае, железа больше всего в гречихе, а водоросли содержат и марганец, и железо.

В. А. Розенберг (БПИ) сделал доклад на тему «Опыт классификации лесообразовательных процессов в лесах Дальнего Востока». Впервые предпринята попытка классификации современных лесообразовательных процессов (ЛП), в результате которых возникают, развиваются, разрушаются и восстанавливаются лесные фитоценозы. В лесах естественного происхождения выделено два класса типов ЛП: на первичных экотопах с более или менее активной динамикой лесоформирующих факторов и на выработанных экотопах в стабильно существующих в историческое время лесных формациях. Группы типов и типы ЛП выделены в зависимости от формирования моно-, би- и полидоминантных лесных фитоценозов. В лесах искусственного происхождения рассматриваются ЛП на лесных землях, на лесных антропогенно трансформированных землях и на нелесных землях. Отмечено, что описание лесообразовательных процессов должно входить в кадастровую характеристику типов леса.

Дважды на собраниях Приморского отделения выступал **А. В. Галанин** (Институт биологических проблем севера, Магадан) с информацией о задачах охраны растительного покрова Магаданской области и об организации Берингийского национального парка. Реализация соглашения об организации этого парка, подписанного президентами СССР и США в 1989 г., столкнулась с рядом трудностей, которые выявились в ходе советско-американской конференции, состоявшейс в пос. Провидения на Чукотке в августе 1991 г. Стало ясно, что невозможно организовать парк только на федеральном уровне без широкого привлечения специалистов на уровне регионов (Дальний Восток и штат Аляска) и без привлечения региональных баз данных. Поэтому в конце августа 1992 г. в г. Анадырь планируется российско-американская конференция по организации национального парка, но уже с привлечением ученых, специалистов заповедного дела и общественности Чукотки, Магадана, Владивостока, Хабаровска, Камчатки и Аляски. Планируется обсудить структуру и границы территории парка, ее зонирование, выделение зоны традиционного природопользования и туризма, программу экологического мониторинга. Летом 1992 г. (июль, август) в районе будущего парка будет работать Российско-Американская почвенно-ботаническая экспедиция, которая продолжит исследования экспедиции 1991 г.

С. С. Харкевич, Т. Г. Буч (БПИ) поделились впечатлениями и результатами работы упомянутой А. В. Галаниным комплексной Советско-Американской экспедиции, проведенной в 1991 г. в бассейне р. Чегитунь на п-ове Чукотка с целью обоснования выделения территории для организации Международного чукотско-аляскинского национального парка. Доклад сопровождался демонстрацией наиболее интересных гербарных образцов.

В декабре состоялись 45-е Комаровские чтения, на которых было заслушано 4 доклада: 1) Изумрудное ожерелье биостанции «Восток» Института биологии моря ДВО РАН (**С. С. Харкевич, Т. Г. Буч**); 2) Диморфант в составе растительных сообществ южного Приморья (**А. Э. Синельников**); 3) Развитие, структура и продуктивность кустарникового и травяного ярусов в лесах Приморья (**Т. А. Комарова**); 4) Количественный анализ видов злаков во флористическом районировании Дальнего Востока (**Б. А. Семкин, Л. И. Варченко, Г. М. Гуларьянц**).

Лар. Н. Васильева

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 10 II 1992

О КОНКУРСЕ НА СОИСКАНИЕ ПРЕМИИ ИМЕНИ В. Л. КОМАРОВА В 1993 ГОДУ

Российская академия наук объявляет конкурс на соискание премии имени В. Л. Комарова, которая присуждается один раз в 3 года в знаменательную дату, связанную с жизнью и деятельностью ученого.

Премия имени В. Л. Комарова в размере 5000 рублей присуждается отечественным ученым за лучшие работы в области ботаники, систематики, анатомии и морфологии растений, ботанической географии и палеоботаники.

Срок представления работ — до 10 июля 1993 г.

Выдержки из общих положений по проведению конкурса

«В целях поощрения ученых за выдающиеся научные труды, научные открытия и изобретения, имеющие важное значение для науки и практики, Российская академия наук присуждает золотые медали и премии имени выдающихся ученых.

Премии присуждаются за отдельные лучшие научные работы, открытия, изобретения, а также за серии научных работ по единой тематике.

На соискание премий могут быть представлены работы или серии работ единой тематики, как правило, отдельных авторов. При представлении коллективных работ выдвигаются лишь ведущие авторы, но не более трех человек.

Право выдвижения кандидатов на соискание золотых медалей и премий предоставляется:

а) академикам и членам-корреспондентам Российской академии наук;

б) научным учреждениям, высшим учебным заведениям;

в) научным и инженерно-техническим обществам;

г) научно-техническим советам государственных комитетов, министерств, ведомств; техническим советам промышленных предприятий; конструкторским бюро;

д) научным советам Российской академии наук и других ведомств по важнейшим проблемам науки.

Организации или отдельные лица, выдвинувшие кандидата на соискание золотой медали или премии, обязаны за три месяца до даты присуждения представить в Российскую академию наук (117901, ГСП, Москва В-71, Ленинский пр., 14) с надписью ,,на соискание золотой медали (премии) имени . . .":

а) мотивированное представление, включающее научную характеристику работы, ее значение для развития науки и народного хозяйства;

б) при выдвижении работ на соискание премии — опубликованную научную работу (серию работ), материалы научного открытия или изобретения — в трех экземплярах (при выдвижении закрытых работ допускается представление рукописных материалов в одном экз.);

в) сведения об авторе (перечень основных научных работ, открытий, изобретений, место работы и занимаемая должность, домашний адрес).

Работы, удостоенные государственных премий, а также именных премий академий наук независимых государств и отраслевых академий, на соискание золотых медалей и премий имени выдающихся ученых не принимаются.

Ученым, удостоенным золотых медалей и премий, предоставляется право при печатании работ отмечать в заголовке ,,Удостоена золотой медали (премии) имени . . . Российской академии наук за . . . год".

Решения Президиума Российской академии наук о присуждении золотых медалей и премий, а также краткие аннотации о работах, удостоенных золотых медалей или премий, публикуются в „Вестнике Российской академии наук“ и в „Известиях Академии наук“ соответствующей серии. В „Вестнике Российской академии наук“ помещаются портреты ученых, удостоенных золотых медалей и премий.

Рассмотренные на заседании Президиума печатные научные работы, за которые присуждены золотые медали или премии, передаются в Библиотеку Российской академии наук на хранение.

Золотые медали, а также дипломы о присуждении золотых медалей и премий вручаются на годичном общем собрании Российской академии наук (первая декада марта)».

Ученый секретарь комиссии
З. В. Карамышева

К ст. К. К. Шрестхи, В. Ф. Тарасевич, с. 3

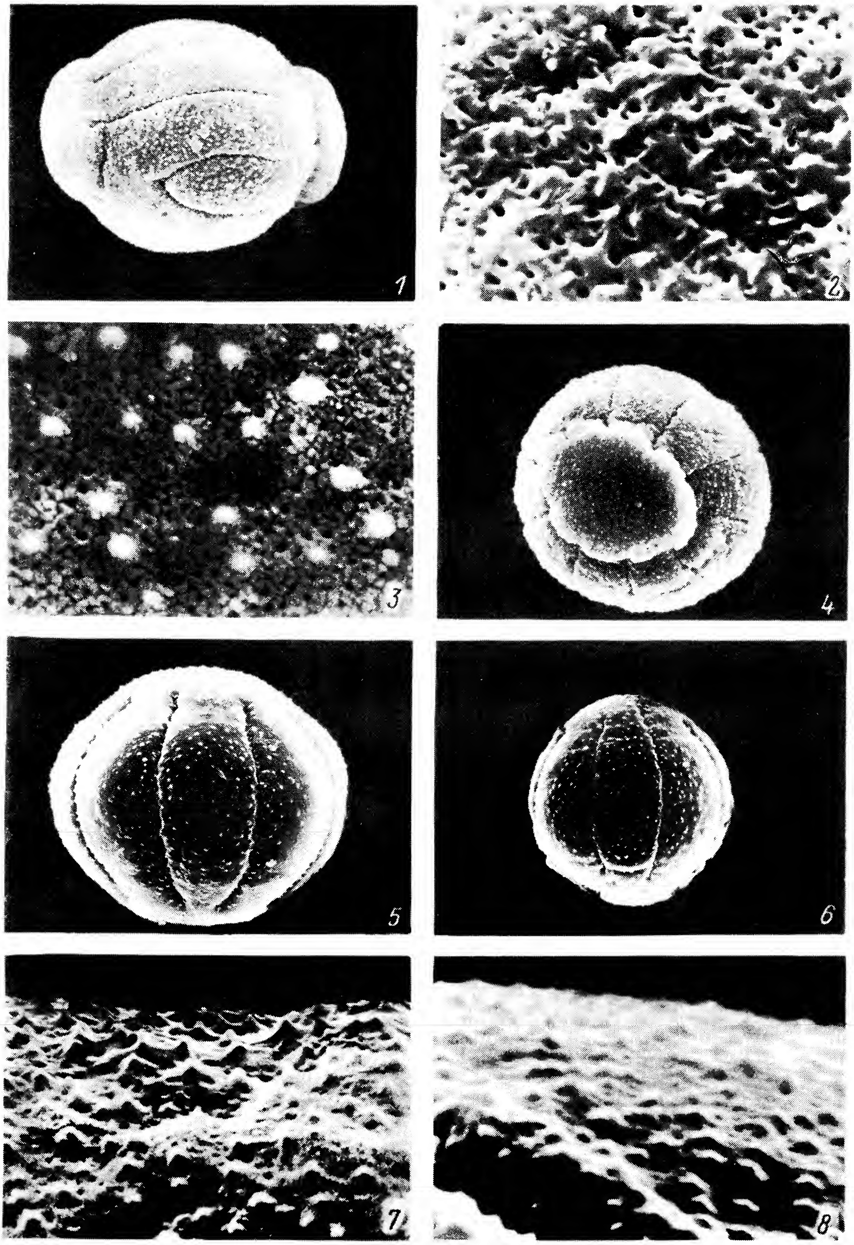


Таблица I. Пыльцевые зерна *Cyananthus* (СЭМ).

1, 2, 4, 6 — *Cyananthus hookeri* (*1, 2, 4* — образец из Непала, *6* — образец из Юнnaня): *1, 4, 6* — общий вид, *2* — детали скульптуры; *3* — *C. himalaicus*, деталь скульптуры; *5* — *C. integer*, общий вид; *7* — *C. inflatus*, деталь скульптуры; *8* — *C. longiflorus*, деталь скульптуры. *1, 4, 5, 6* — ×1000; *2, 3, 7, 8* — ×7500.

К с. 3

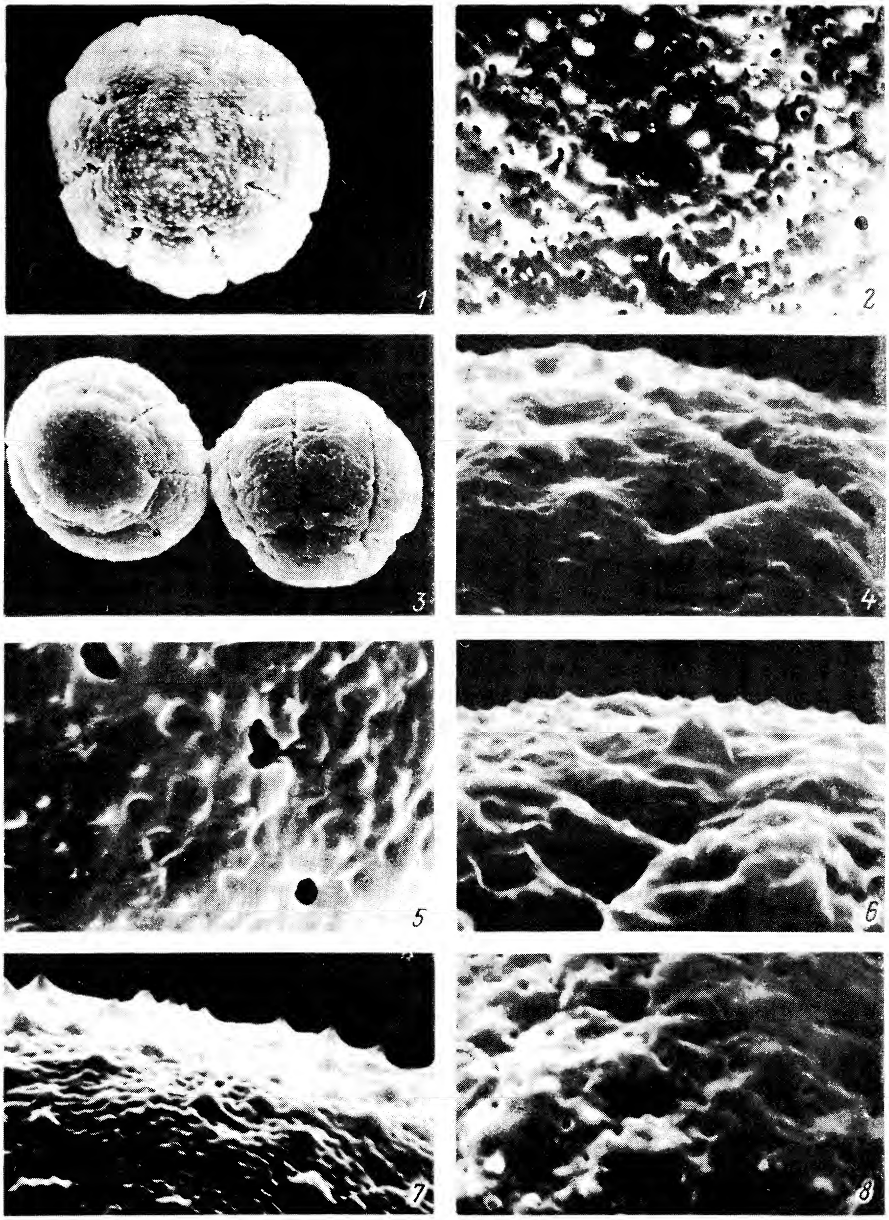


Таблица II. Пыльцевые зерна *Cyananthus* (СЭМ).

1, 2 — *C. spathulifolius*: *1* — общий вид, *2* — деталь скульптуры; *3, 4* — *C. sherriffii*: *3* — общий вид, *4* — деталь скульптуры; *5, 6* — *C. wardii*, деталь скульптуры; *7* — *C. integer*, деталь скульптуры; *8* — *C. lobatus*, деталь скульптуры. *1, 3* — ×1000; *2, 4, 5, 8* — ×7500.

К с. 4

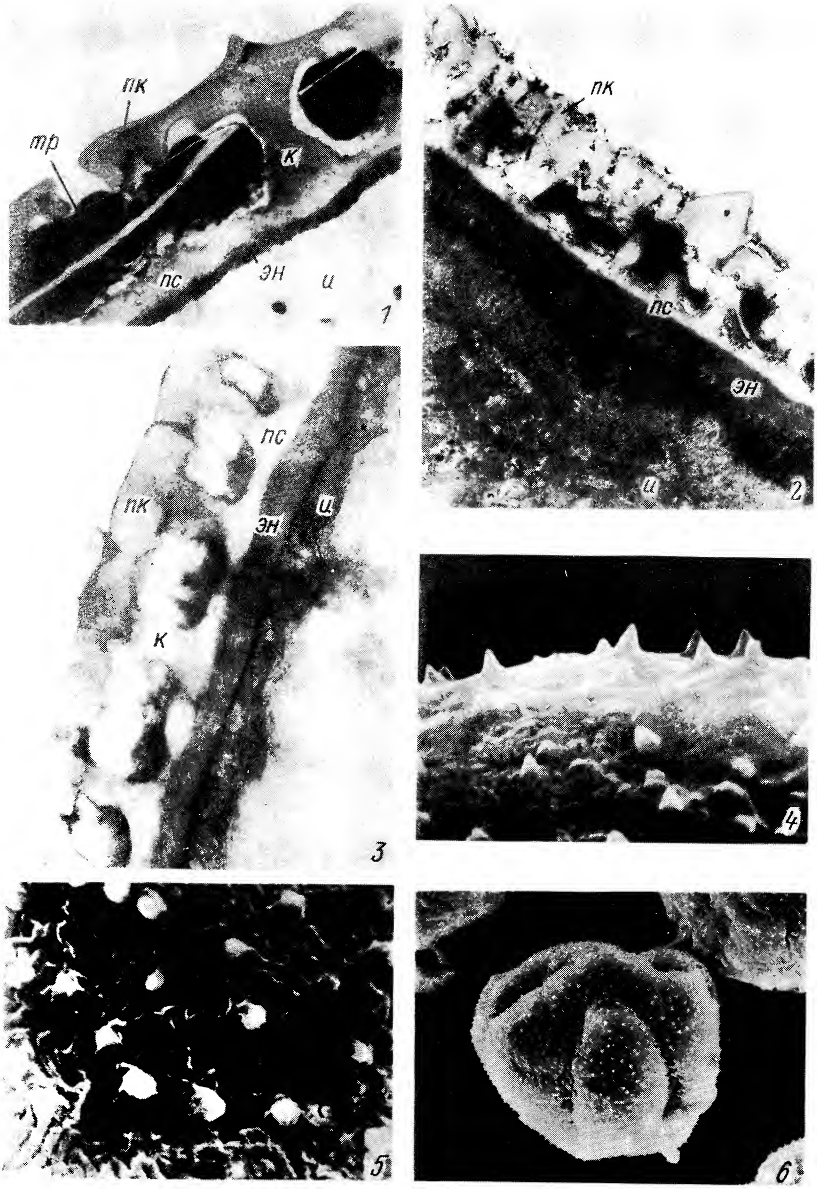


Таблица III. Ультраструктура пыльцевых зерен *Cyananthus, Codonopsis, Leptocodon.*

1 — *Cyananthus lobatus*, срез в межапертурном районе; отчетливо видны 3-слойная эктэкзина, непрерывная эндэкзина, в полостях между колумеллами большие скопления трифины (×13 000, ТЭМ); *2, 5, 6* — *Codonopsis ovata*: *2* — тектум перфорированный, головки колумелл рыхло расположенные, подстилающий слой непрерывный (×10 600, ТЭМ); *5* — деталь скульптуры (×7500, СЭМ), *6* — общий вид (×1000, СЭМ); *3, 4* — *Leptocodon gracilis*: *3* — тектум состоит из слившихся группами головок колумелл, подстилающий слой непрерывный (×24 000, ТЭМ), *4* — деталь скульптуры (×7500, СЭМ). *к* — колумелла, *пк* — покров, *пс* — подстилающий слой, *эн* — эндэкзина, *л* — ламелла, *и* — интина, *тр* — трифина.

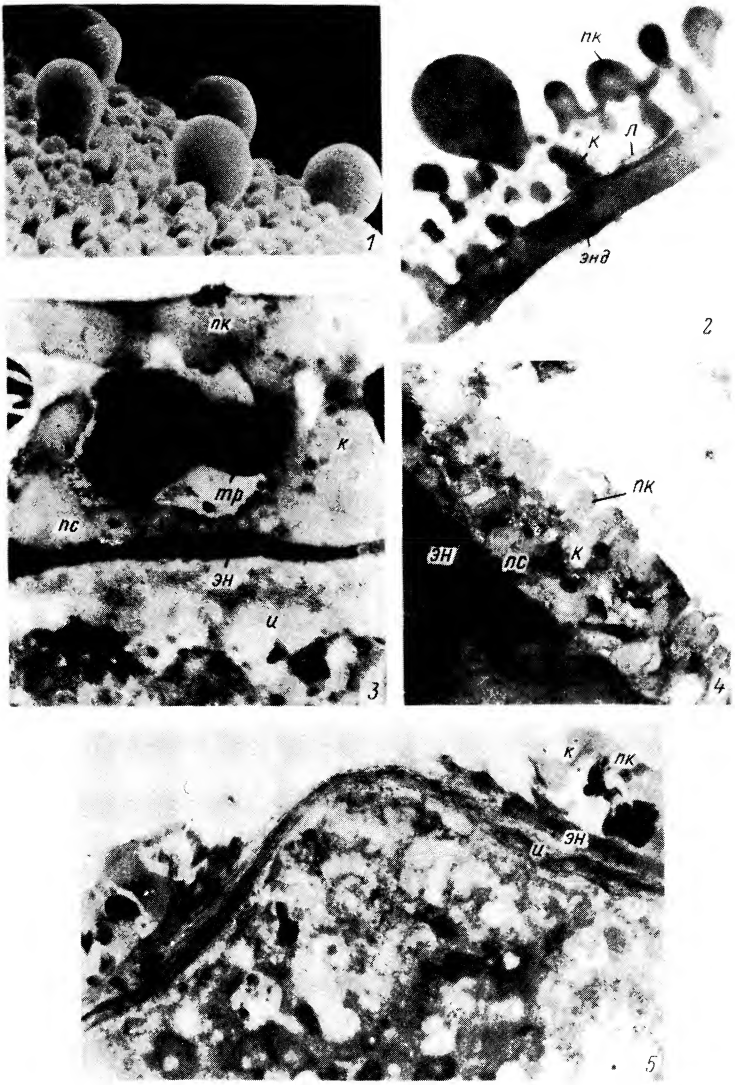


Таблица IV. Ультраструктура экзины *Cyananthus, Ostrowskia* и *Platycodon.*

1, 2 — *Ostrowskia magnifica*: *1* — деталь скульптуры (×6500, СЭМ), *2* — срез через экзину; видны расположенные на некоторых расстояниях мелкие головки колумелл, среди которых наблюдается крупная глобула, поддерживаемая по крайней мере 2 колумеллами; колумеллы тонкие, более или менее ровные, не образуют подстилающего слоя, лежат на ламелле эндэкзины (×10 400, ТЭМ); *3, 5* — *Cyananthus lobatus*: *3* — срез через оболочку пыльцевого зерна в межапертурной области; мощные колумеллы, иногда сдвоенные, сильно суженные в средней части, образуют более или менее монолитный покров и отчетливый подстилающий слой (×38 400, ТЭМ), *5* — срез через апертуру пыльцевого зерна; видны колумеллы без подстилающего слоя, эндэкзина несколько утолщена и разрыхлена (×9600, ТЭМ); *4* — *Platycodon grandiflorum*, колумеллы длинные, тонкие, с рыхло расположенными головками овальной формы; в основании колумеллы несколько утолщаются, иногда соприкасаются, могут образовывать фрагментарный подстилающий слой (×14 000, ТЭМ). Обозначения те же, что на таблице III.

К ст. З. Т. Артюшенко, с. 33

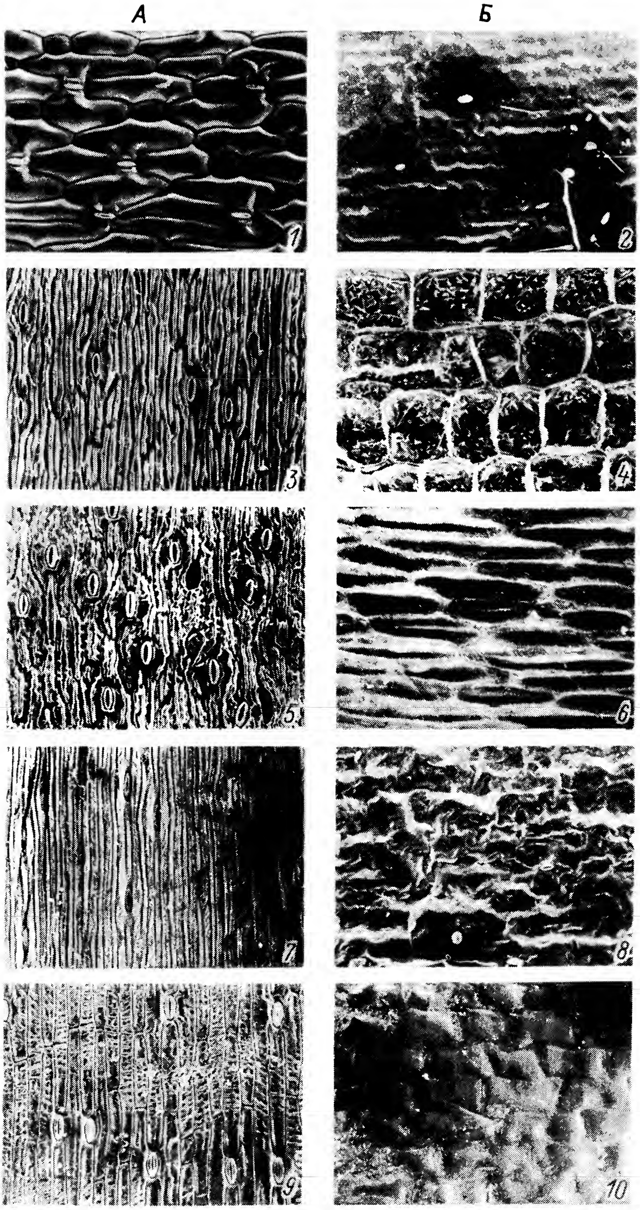


Таблица I. Строение клеток эпидермы.

А — лист, *Б* — чешуя луковицы. *1, 2* — *C moorei* (Африка); *3, 4* — *C. asiaticum* (Азия); *5, 6* — *C. commelyni* (Америка); *7, 8* — *C. bulbispermum* (Африка); *9, 10* — *C. firmifolium* var. *hydrophylum* (Мадагаскар). Масштабная линейка — 100 мкм.

К с. 34

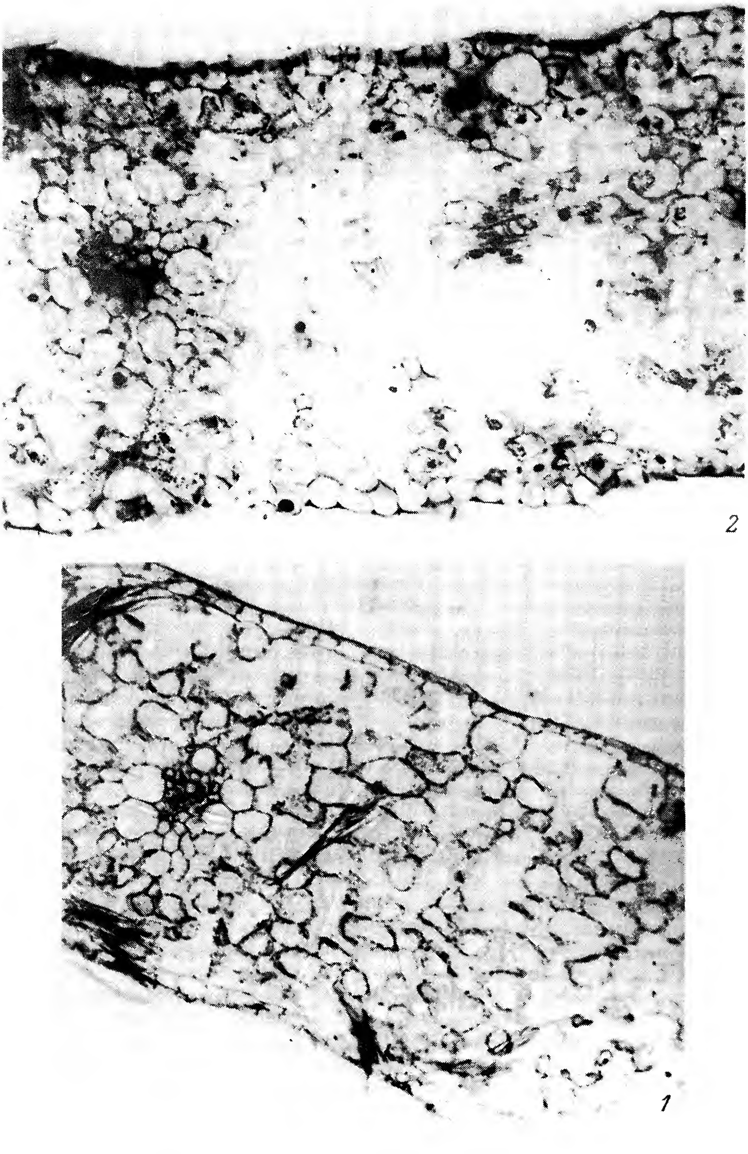


Таблица II. Поперечный срез листа *Crinum*.

1 — *C. firmifolium* var. *hydrophylum*; 2 — *C. asiaticum*.

К с. 34

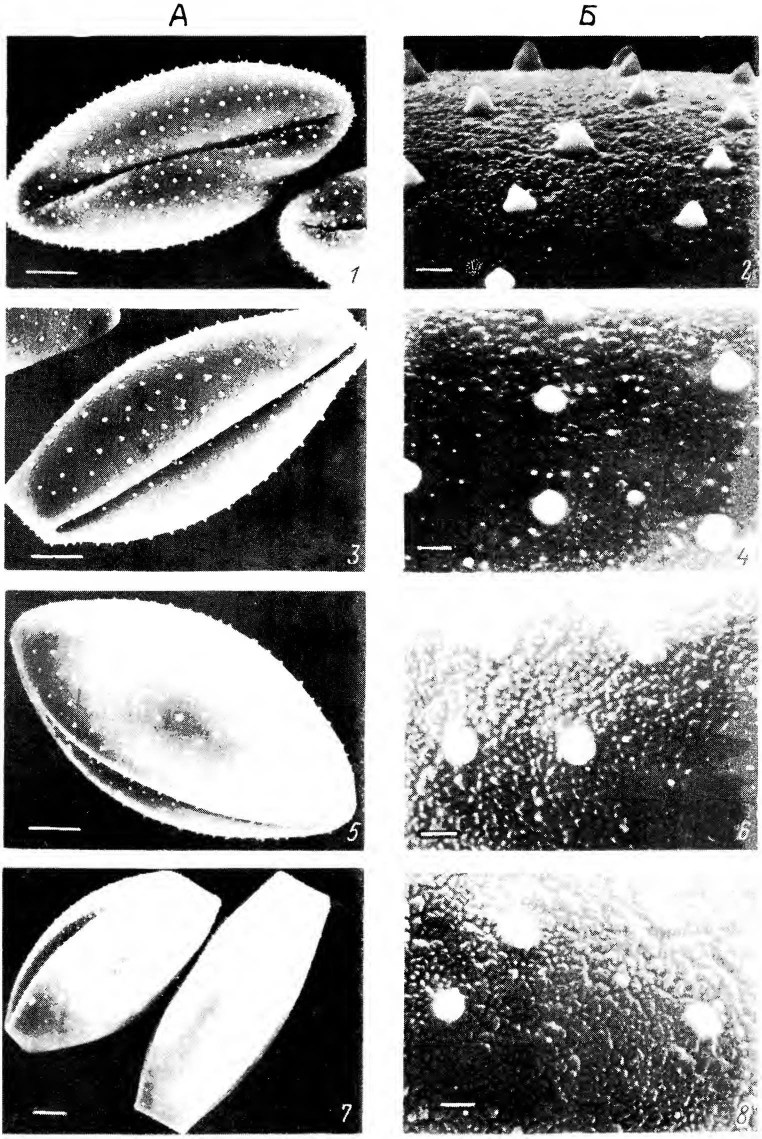


Таблица III. Строение пыльцы *Crinum.*

А — общий вид, *Б* — деталь скульптуры поверхности. *1, 2* — *C. firmifolium* var. *hydrophylum*; *3, 4* — *C. commelyni*; *5, 6* — *C. bulbispermum*; *7, 8* — *C. moorei.* Масштабная линейка: *1, 3, 5, 7* — 10; *2, 4, 6, 8* — 1 мкм.

К с. 35

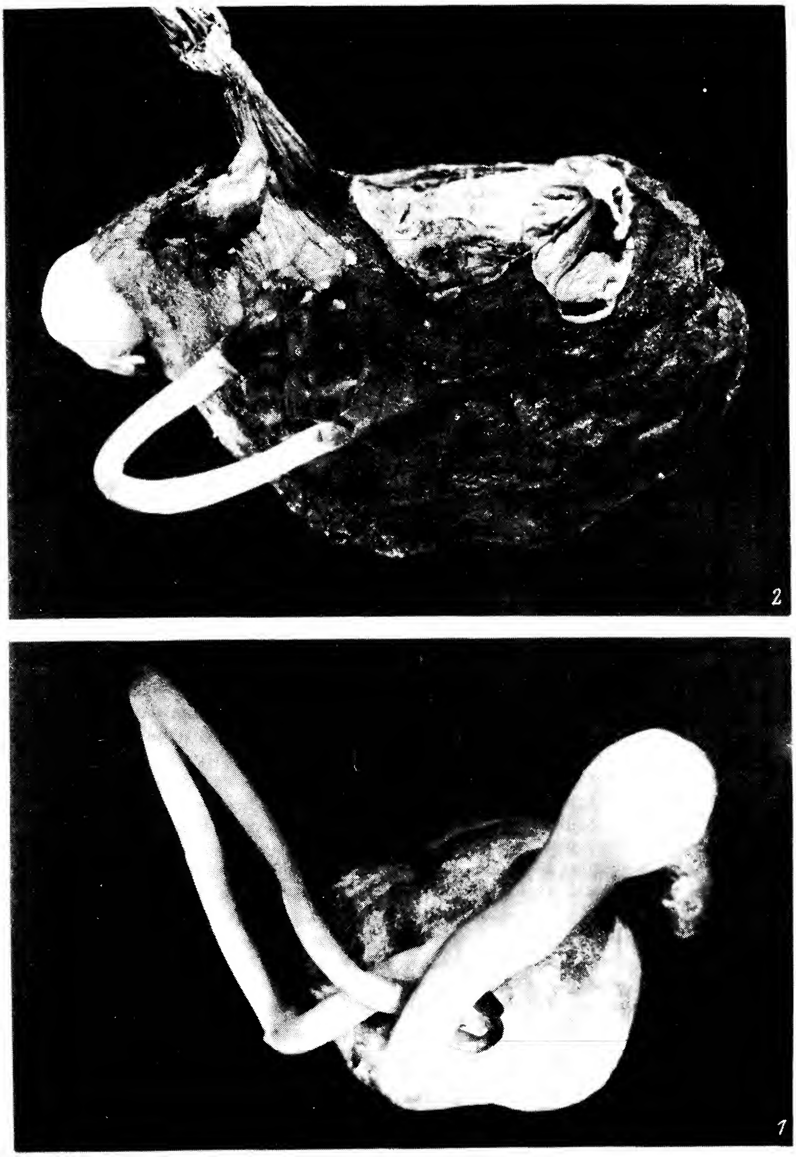


Таблица IV. Семя (*1*) и плод (*2*), проросшие на *C. bulbispermum.*

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Шрестха К. К., Тарасевич В. Ф. Сравнительно-морфологическое исследование пыльцы рода *Cyananthus* в связи с систематикой и положением его в семействе *Campanulaceae* . . . 1

Рипецкий Р. Т. Особенности жизненного цикла и темпы эволюции мхов 11

СООБЩЕНИЯ 24

Тодерич К. Н. Морфология пыльцы некоторых видов рода *Helianthus* (*Asteraceae*) 24

Артюшенко З. Т. Морфолого-анатомические признаки в роде *Crinum* (*Amaryllidaceae*) и их таксономическое значение 31

Борисова И. В. Монокормные поликарпические травы 39

Алексеев А. С., Тихонов С. В., Щербаков А. В. Радиальный прирост древостоев *Picea abies* (*Pinaceae*) в условиях рекреационного воздействия 47

Цельникер Ю. Л., Хлебопрос Р. Г., Грабарник П. Я. Ритмы роста клеток палисадной паренхимы листа *Acer platanoides* (*Aceraceae*) 53

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 64

Домбровская А. В. Новый вид рода *Stereocaulon* (*Lichenes, Stereocaulaceae*) с Дальнего Востока 64

Михеев А. Д. Конспект видов семейства *Rubiaceae* флоры Кавказа 68

Буданцев А. Л. Обзор видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Секция *Sparthonepeta* 75

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 83

Димитрова-Конаклиева Д., Конаклиева М. И. *Colpomenia* (*Phaeophyta*) — новый род для флоры Черного моря 83

Дорофеев В. И. Новые находки представителей семейства *Brassicaceae* на территории европейской части России и Кавказа 85

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 88

Магулаев А. Ю. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений флоры Северного Кавказа 88

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 91

Томилии Б. А. Нина Сергеевна Голубкова (к 60-летию со дня рождения) 91

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 98

Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. (*Рецензия*). Флористические исследования в Московской области. 1990 98

ХРОНИКА 102

Юрцев Б. А. Совещание «Факторы и механизмы естественных смен растительности» (III—IV 1992, Санкт-Петербург) 102

В РОССИЙСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 107

Васильева Лар. Н. Приморское отделение Ботанического общества в 1991 году 107

Индекс
70056

CONTENTS

Page

Shrestha K. K., Tarasevich V. F. Comparative pollen morphology of genus *Cyananthus* in relation to its systematics and its position with in the family *Campanulaceae* 1
Ripetsky R. T. Characteristics of life cycle and rates of evolution of mosses 14

COMMUNICATIONS 24

Toderich K. N. Pollen morphology in some species of the genus *Helianthus* (*Asteraceae*) . . . 24
Artyushenko Z. T. Morphological-anatomical characters in genus *Crinum* (*Amaryllidaceae*) and their taxonomical significance 31
Borisova I. V. Monocormic polycarpic herbaceous plants 39
Alekseev A. S., Tikhonov S. V., Scherbakov A. V. The radial increment of the *Picea abies* (*Pinaceae*) tree stands as impacted by recreation 47
Tsel'niker Yu. L., Khlebopros R. G., Grabarnik P. Ya. The rythm of growth of palisade parenchyma cells in the *Acer platanoides* (*Aceraceae*) leaf 53

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 64

Dombrovskaya A. V. A new species of the genus *Stereocaulon* (*Lichenes, Stereocaulaceae*) from the Far East 64
Mikheyev A. D. The synopsis of the family *Rubiaceae* of the Caucasian flora 68
Budantsev A. L. A synopsis of the species of the genus *Nepeta* (*Lamiaceae*). The section *Sparthonepeta* 75

FLORISTIC FINDINGS 83

Dimitrova-Konaklieva D., Konaklieva M. I. *Colpomenia* (*Phaeophyta*), the new genus for the flora of the Black Sea 83
Dorofeyev V. I. New findings of representatives of the *Brassicaceae* family on the territory of the European part of Russia and the Caucasus 85

CHROMOSOME NUMBERS 88

Magulaev A. Yu. Chromosome numbers in some species of vascular plants of the Northern Caucasus flora 88

ANNIVERSARIES AND MEMORIAL DATES 91

Tomilin B. A. Nina Sergeevna Golubkova (to the 60-th anniversary from her birthday) 91

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 98

Kiselyeva K. V., Novikov V. S., Tikhomirov V. N. (*A review*). Floristic investigations in the Moscow region. 1990 98

CHRONICLE 102

Yurtsev B. A. The conference «Factors and mechanisms of the natural successions of vegetation» (III—IV 1992, St.-Petersburg) 102

IN THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY 107

Vasilyeva Lar. N. The Primorye branch of the Botanical Society in 1991 107

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1992. Т. 77. № 10.